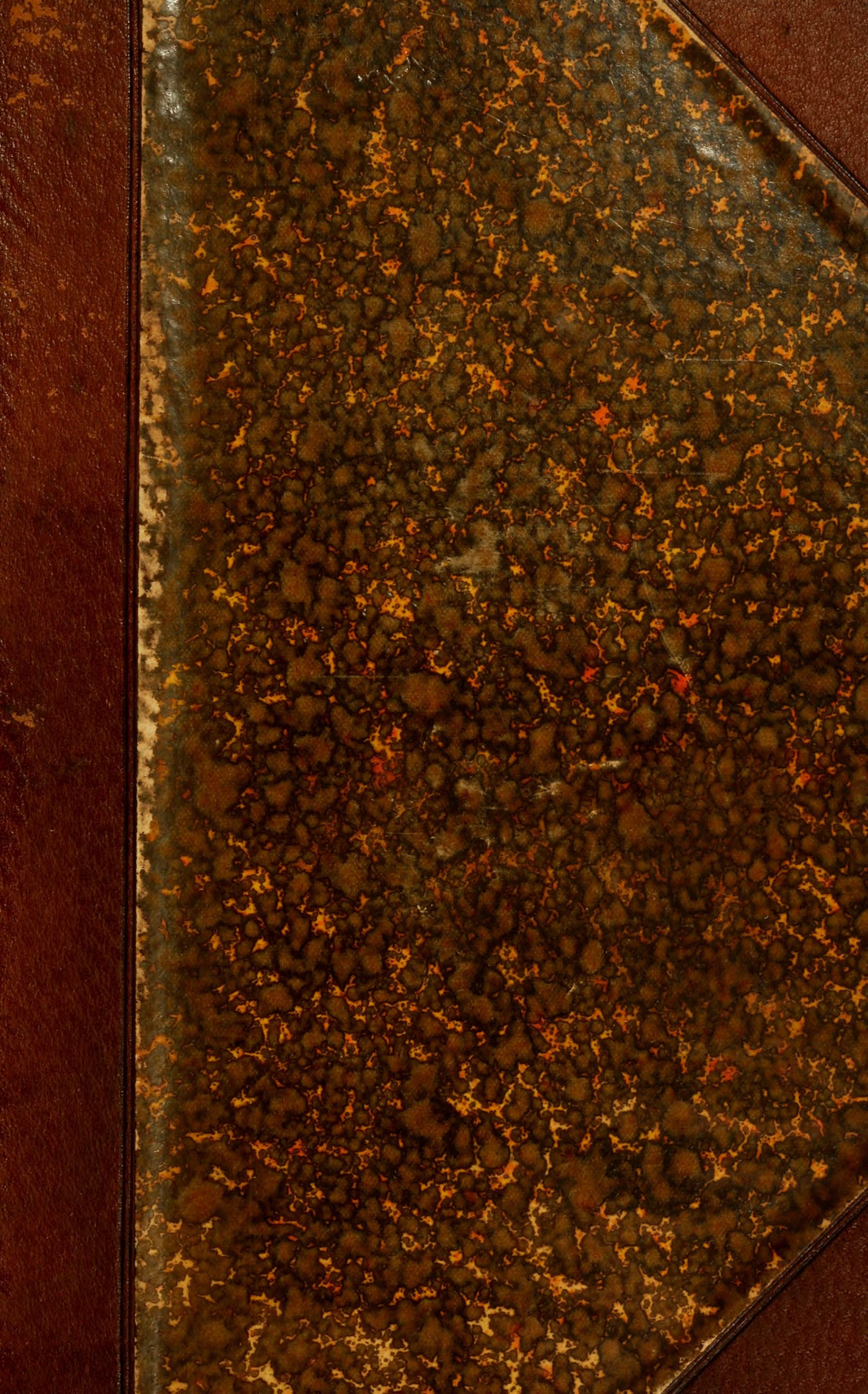


Archiv
für
Mikroskopische Anatomie
und
Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie

Neunundsechszigster Band

Mit 28 Tafeln und 88 Textfiguren



Bonn
Verlag von Friedrich Cohen
1907.

Inhalt.

Seite

Zur vergleichenden Histologie der Lungen unserer Haussäugetiere. Von Josef Müller, approb. Tierarzt aus Neresheim, Volontär-Assistent. (Aus dem Anatomischen Institut der Kgl. Tierärztlichen Hochschule zu Stuttgart. [Direktor Prof. Dr. Sussdorf.]) Hierzu Tafel I . 1

Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des Dinophilus apatris. Von Hans Freiherrn von Malsen. Hierzu Tafel II 63

Histologische Untersuchungen über das Muskelgewebe. II. Die Myofibrille des embryonalen Hühnerherzens. Von Dr. Gustav Schlater. (Aus dem Laboratorium des Marinehospitals in St. Petersburg.) Hierzu Tafel III und IV 100

Beiträge zur Phylogenese des Grosshirns der Säugetiere. Von B. Haller, a. o. Professor der Zoologie an der Universität zu Heidelberg. Hierzu Tafel V—VIII und 29 Textfiguren 117

Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Von Alexander Jssakówitsch. (Aus dem Zoologischen Institut München.) Mit 11 Tabellen 223

Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen. Von M. v. Lenhossék in Budapest. Hierzu Tafel IX und X 245

Konformation, Struktur und Entwicklung der Bürzeldrüse bei verschiedenen Vogelarten. Von Dr. Bernardino Lunghetti, Volontär-Assistent. (Aus dem Institut für menschliche Anatomie der kgl. Universität zu Siena [Prof. S. Bianchi].) Hierzu Tafel XI und XII und 11 Textfiguren 264

Über die Chromreaktion der Glandula coccygea und die Beziehungen dieser Drüse zum Nervus sympathicus. Von Privatdozent Dr. Oskar Stoerk. (Aus dem pathologisch-anatomischen Institut in Wien. Vorstand: Prof. Weichselbaum.) Hierzu 2 Textfiguren 322

Die erste Anlage der Arterien der vorderen Extremitäten bei den Vögeln. Von Hans Rabl. Hierzu Tafel XIII—XV und 14 Textfiguren . . 340

Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe. IV. Weitere Mitteilungen über rote Blutkörperchen. Technisches, Tylopoden-Erythrocyten, Kernreste, basophile Körnelung, Pseudostrukturen. Von Dr. Franz Weidenreich, a. o. Professor und Prosektor. (Aus dem anatomischen Institut in Strassburg.) Hierzu Tafel XVI und XVII 389

Die „minimalen Räume" im Körper. Von P. Schiefferdecker . . . 439

Es fehlt auch nicht an Stimmen, welche die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen der Lungen anerkennen. Kölliker (25) z. B. kommt gelegentlich einer vergleichenden Studie der Lunge des Menschen und des Hundes zu dem Ausspruch: „Mit Alveolen so reich besetzte Gänge wie diese, kommen meinen Erfahrungen zufolge beim Menschen nicht vor und ergibt sich hieraus, dass genauere Prüfungen wohl noch manche feine Unterschiede bei verschiedenen Geschöpfen ergeben werden.“ Auch Oppel (48) betont die Notwendigkeit neuerer Untersuchungen, speziell der Drüsen, welche sich in der Bronchialwand befinden.

Und so liessen sich noch manche Punkte im histologischen Aufbau des Atmungsorganes ausfindig machen, zu deren Aufklärung noch viel Arbeit nötig wäre; ich darf nur an den nervösen Apparat der Lunge erinnern. Auf sie alle einzugehen, liegt nicht im Sinne dieser Arbeit; ich habe mir vielmehr die Aufgabe gestellt, nur den Bau der feineren Bronchien, des Lungenparenchyms und der Pleura, namentlich unter Berücksichtigung des elastischen Gerüstwerkes bei unseren Haussäugetieren, zu untersuchen, wobei die Anordnung der Blut- und Lymphgefässe sowie diejenige der Nerven nicht besonders berücksichtigt wurden und deshalb auch nur gelegentliche Erwähnung finden sollen.

Durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Direktor Prof. Dr. Sussdorf, wurde ich zu dieser Arbeit angeregt. Es ist mir daher eine angenehme Pflicht, ihm für das grosse Interesse, mit welchem er meine Arbeit unterstützt und gefördert, sowie für die Bereitwilligkeit, mit welcher er mir alle Mittel und Einrichtungen des Instituts zur Verfügung gestellt hat, auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank zum Ausdruck zu bringen. Auch Herrn Prosektor Dr. Fritz sei für die liebenswürdige Unterstützung, welche er meiner Arbeit zuteil werden liess, herzlicher Dank gesagt.

Material und Technik.

Zur Untersuchung gelangten die Lungen von Pferd, Rind, Schaf, Ziege, Schwein, Hund, Katze und zur Untersuchung der Poren in den Lungenalveolen auch die des Kaninchens. Die untersuchten Lungen wurden den meist gut ausgebluteten Tieren lebenswarm entnommen.

Die Fixierung geschah in absolutem Alkohol oder 4% Formaldehydlösung und zwar so, dass die Fixierungsflüssigkeit

durch einen in die Trachea eingebundenen Trichter — die Injektion der Fixierungsflüssigkeit mittels einer Spritze kam nur ausnahmsweise zur Anwendung — in die Lufträume der Lunge verbracht, wobei die Luft meist gut entwich, und die Trachea dann nach Herausnahme des Trichters zugebunden wurde. Von den Lungen der grossen Haustiere wurden auch nur Lappen durch einen grösseren Bronchus in der angegebenen Weise fixiert. Die so gefüllten Lungen bezw. Lungenabschnitte wurden dann in die entsprechende Flüssigkeit gelegt und zwar in Alkohol absolutus 48 Stunden, in 4 % Formaldehydlösung 4 Tage und noch länger.

Aus den so fixierten und gehärteten Lungen wurden Würfel von 0,5 bis 1,2 cm Kantenlänge mit dem Rasiermesser herausgeschnitten, die in Formalinlösung fixierten Lungenstücke in aufsteigendem Alkohol entwässert. Die Aufhellung fand in Xylol oder in Cedernöl (wenn die Teile viel Knorpel enthielten) statt. Die Einbettung geschah in Paraffin und die Stücke verblieben darin oft mehrere Tage, um die Luft, die etwa noch zurückgeblieben war, ganz zu entfernen. Dabei wurde die Beobachtung gemacht, dass der längere Aufenthalt in Paraffin für das Objekt keine nachteiligen Folgen hatte. Das Mischungsverhältnis des Paraffins wechselte je nach der Temperatur der Jahreszeit, im allgemeinen aber wurde das weichere Paraffin vorgezogen.

Die Schnitte wurden mit dem von Becker modifizierten Zimmermannschen Mikrotom angefertigt, und zwar in einer Dicke von 4—9 μ. Es wurden aber auch Schnitte von 15—30 μ Dicke hergestellt, da an dickeren Schnitten das Verhältnis der Fasern zueinander besser erkennbar ist. Um den Einfluss der Schnittrichtung auf das Bild, welches ein Schnitt liefert, kennen zu lernen, wurden versuchsweise an ein und demselben Stück Schnitte senkrecht und parallel zur Pleura ausgeführt. Der Vergleich der verschiedenen Schnitte zeigte, abgesehen von dem Fehlen des Pleuradurchschnittes an den Parallelschnitten, keine Verschiedenheit. Hier wie dort sah man Bronchiolen, Alveolengänge usw. quer, längs oder schief getroffen. An den mit Eiweissglyzerin auf den Objektträger aufgeklebten Schnitten wurde das Paraffin mit Xylol aufgelöst und dann die Färbung vorgenommen.

Als Kernfarbstoffe kamen zur Anwendung: Hämatoxylin, Hämalaun, Boraxkarmin und Lithionkarmin. Die Bindegewebs-

färbung geschah mit Eosin, Fuchsin oder nach der von Hansen (15) angegebenen Methode mit Pikrinsäure-Säurefuchsin. Die elastischen Fasern wurden nach der Weigertschen Methode (73) gefärbt und zwar wurden die Präparate 1—24 Stunden in der Farbstofflösung belassen; die Differenzierung geschah mit 95% Alkohol, wobei dann die elastischen Elemente sehr schön zur Anschauung gelangten. Kontrollfärbungen wurden mit Orceïn ausgeführt.

Die Drüsen wurden teils nach Vornahme einer Kernfärbung in Glyzerin untersucht, teils wurden spezifische Schleimfärbungen ausgeführt und zwar dienten als Schleimfarbstoffe Thionin, Mucikarmin, Muchämateïn und Methylenblau, wodurch der Schleim bezw. die schleimähnlichen Stoffe sehr gut gefärbt zur Ansicht kamen. Die so tingierten Schnitte wurden entweder in Glyzerin oder in Balsam eingebettet.

Ausser den in der gewöhnlichen Weise ausgeführten Gefässinjektionen stellte ich noch, um die Lufträume kennen zu lernen, an den verschiedenen Lungen Metallkorrosionspräparate her, wobei ich die von Wickersheim erprobte Legierung (Blei 32, Zinn 16, Wismuth 60, Kadmium 12 und Quecksilber 10 Teile) zur Anwendung brachte. Das im Wasserbad flüssig gemachte Metall wurde durch die Trachea oder einen grösseren Bronchus eingespritzt, nachdem die Lunge vorher längere Zeit im Wasser von 65° gut vorgewärmt worden war; ich fand, dass diese vorherige Durchwärmung für das Gelingen der Injektion von grösstem Einfluss ist. Die Mazeration der Weichteile erfolgte in 10% Kalilauge.

Bei der Imprägnierung der Luftwege mit 0,2% Silbernitrallösung zum Zwecke der Sichtbarmachung der respiratorischen Epithelien wich ich insofern von der sonst üblichen Methode ab, als ich die mit Silbernitrat gefüllten Lungen nach einigen Tagen in aufsteigendem Alkohol unter Abschluss des Lichtes härtete und dann Stücke derselben genau so wie bei den übrigen Lungen in Paraffin einbettete und schnitt. Die mit Xylol vom Paraffin befreiten Schnitte wurden in Canadabalsam oder in Glyzerin eingebettet und dem direkten Sonnenlichte ausgesetzt, wodurch die Zellkonturen als dunkelbraune Linien zum Vorschein kamen.

Um mir über den Wert der von Hansemann zur Darstellung der Poren in der Alveolarwand angewandten Leim

injektionsmethode ein Urteil bilden zu können, ahmte ich dieselbe nach der im folgenden beschriebenen Methode genauestens nach:

„Wie Hermann nachgewiesen hat, kann man eine Lunge atelektatisch machen, indem man sie mit Kohlensäure auswäscht, worauf dann die Kohlensäure resorbiert wird. Ich modifizierte den Hermannschen Versuch in der Weise, dass ich nicht die herausgeschnittene Lunge mit Kohlensäure füllte, sondern das lebende Tier unter eine Glocke brachte, in die Kohlensäure eingeleitet wurde, bis der Tod des Tieres eingetreten war. Wenn man dann die Lunge herausschneidet, so wird sie nach kurzer Zeit atelektatisch und zeigt keinerlei pathologische Veränderungen. Die Injektion erfolgte von der Trachea aus mit einer Lösung wasserlöslichen Berliner Blaus und Zusatz von Gelatine unter einem möglichst geringen Druck, so dass die Alveolen nicht über das normale Maß ausgedehnt wurden.“

Zur Feststellung des Verlaufes der elastischen Fasern der Pleura wurden Stücke derselben von den Lungen frisch getöteter Tiere abgezogen und sofort in physiologischer Kochsalzlösung oder Glyzerin untersucht. Andere Stücke wurden unter mässigem Zuge auf einer Korkplatte ausgespannt und mit Igelstacheln darauf befestigt. Die Fixierung geschah in absolutem Alkohol, wodurch die Pleura eine gewisse Festigkeit erhielt, so dass sie nach der Abnahme von der Korkplatte ihre Dehnung beibehielt. Sie wurde dann in ausgespanntem Zustande in einer flachen Schale mehrere Stunden lang nach der Weigertschen Methode oder mit Orceïn gefärbt, der überschüssige Farbstoff mit 95 % Alkohol ausgezogen und die Pleura in kleine Rechtecke oder Quadrate zerschnitten, welche mit Xylol aufgehellt und in Canadabalsam eingebettet wurden.

Die feineren Bronchien.

Dem geringen Bedürfnis der luftleitenden Wege nach Form- und Lageveränderlichkeit entsprechend, ist auch die Wand der Bronchien von starrer Beschaffenheit und geringer Kontraktilität. Ihr feinerer Aufbau hat zwar in den Lehrbüchern der mikroskopischen Anatomie eine allgemeine Beschreibung gefunden, hinsichtlich der einzelnen ihre Wandung erstellenden Gewebe jedoch sind die Angaben nicht hinreichend genau. Es haben daher in neuerer Zeit v. Czylarz (6) die Trachea und die Bronchien des

Menschen und Linser (34) die Lunge des Menschen und einiger Tiere (Rind, Kaninchen, Hase, Hund, Pferd, Schwein, Reh und Hirsch) hinsichtlich der Anordnung der elastischen Fasern zum Gegenstand ihrer Untersuchungen gemacht.

Linser (34) beschreibt den Aufbau der Bronchien des Menschen wie folgt: „Die Wand der grösseren Bronchien unterscheidet sich von den Bronchiolen hauptsächlich durch das Auftreten von Knorpel. Sie besteht unter dem meist mehrzelligen Zylinderepithel und einer hier immer deutlichen Basalmembran aus einer Lage von meist längsziehenden, ziemlich derben elastischen Fasern. Darüber liegt die hier schon kontinuierliche Schicht von zwei, drei übereinander liegenden, zirkulär angeordneten Muskelfasern, die nur von feinsten, starkgekräuselten elastischen Fibrillen durchzogen, sowie da und dort von Ausführungsgängen der Schleimdrüsen auseinandergedrängt wird.

Über der Muskulatur ordnen sich die Bronchialknorpel um das Lumen an. Dieselben sind eingelagert in eine je nach der Grösse des Bronchus mehr oder weniger breite Bindegewebsschichte, die von zahlreichen elastischen Fasern durchsetzt ist. Dieselben verdichten sich am Rand der Knorpel zu einem dichten Ring, dessen Ausläufer zum Teil ziemlich reichlich und auf längere Strecken im hyalinen Gewebe zu verfolgen sind. Ein konstantes Vorkommen von elastischen Fasern im Bronchialknorpel ist jedoch nicht zu konstatieren; auch hier spielen, wie es scheint, individuelle Verschiebungen eine Rolle. Relativ häufiger findet man sie bei jugendlichen Individuen, vor allem bei den später zu besprechenden, embryonalen. Sie sind eingebettet in die hyaline Grundsubstanz ohne eine Beziehung zu den Kernen."

Diese Angaben stimmen mit den Befunden von v. Czylarz, welche Linser übrigens nicht erwähnt, im wesentlichen überein. Die Beschreibung, welche Linser über die Bronchien der von ihm untersuchten Tiere gibt, ist nur allgemeiner Natur.

Unsere Haussäugetiere zeigen einen dem des Menschen ähnlichen Aufbau der Bronchialwand, welcher sich im allgemeinen folgendermassen gestaltet:

Unter dem in den feineren Bronchien noch mehrschichtigen (ein- bis dreischichtigen), zahlreiche Becherzellen aufweisenden Epithel, welches einer nicht mehr recht deutlichen Basalmembran aufsitzt, liegt die Propria mucosae. Diese besteht in ihrem dem

Lumen naheliegenden Teile aus feinen, nicht sehr dicht liegenden elastischen und kollagenen Fasern, welche in der Regel längs, teilweise aber auch quer bezw. schief verlaufen. In diesem Teile der Schleimhaut liegt, wie man an Präparaten sehen kann, welche durch einen Ast der A. pulmonalis injiziert wurden, ein reichverzweigtes Kapillarnetz, das am querdurchschnittenen Bronchus sich als eine der welligen Oberfläche parallellaufende Reihe in nahezu regelmässigen Abständen wiederkehrender Gefässdurchschnitte präsentiert. Daran schliesst sich eine dichte Lage derber elastischer Fasern an, welche kleine Gefässe in geringer Anzahl zwischen sich beherbergen. Diese Faserschicht wird von den Ausführungsgängen der Drüsen durchbrochen. Die Fasern verlaufen in der Längsrichtung und kreuzen sich vielfach unter spitzem Winkel. Während sie in der faltenlosen Schleimhaut eine gleichmässig starke Lage darstellen, sieht man sie da, wo die Schleimhaut Falten bildet, als dreieckige, die Oberfläche zum Wellenberg erhebende Gruppen erscheinen, sie bilden hier also Faserbündel von dreikantig prismatischer Form (Taf. I, Fig. 2 e).

Die nun folgende Muskelschichte ist mit der Propria durch lockeres, spärlich elastische Fasern führendes Bindegewebe derart verbunden, dass sich die Fasern teilweise zwischen die Muskelzellen hineinziehen. Sie bildet keineswegs eine zusammenhängende Haut, sondern legt sich, durch Bindegewebe septiert, in Bündeln quer um die Propria herum. Die Bündel weichen da und dort auseinander, um Drüsenschläuchen Aufnahme zu gewähren. Zwischen den einzelnen Muskelzellen ziehen sich, ähnlich wie bei der Muskularis der Gefässe teils stark gekräuselte, teils mehr geradlinig verlaufende elastische Fasern und Fäserchen hin, welche am Rande der Muskelbündel dichter und zahlreicher auftreten.

Die dritte, die Bronchialwandung miterstellende Haut ist lockerer gebaut als die bisher genannten. Sie besteht aus faserigem Bindegebe, in welchem mehr oder weniger zahlreiche, teils längs, teils quer verlaufende elastische Fasern sich nicht selten zu Zügen und Streifen vereinigen. Diese Faserhaut, welche mit den Muskelbündeln durch zahlreiche elastische Fasern in Verbindung steht, ist der Sitz mehr oder weniger zahlreicher, von einzelnen zarten, elastischen Fasern umsponnener Drüsen (s. u.) und die Trägerin der Blut- und Lymphgefässe sowie der Nerven und wird durch Einlagerung von Knorpelplatten verstärkt. Um diese letzteren

herum bilden die elastischen Fasern ein bei den verschiedenen Tierspezies verschieden dichtes Netzwerk und ziehen sich auf kurze Strecken in den Knorpel hinein. In diesem Teile der Bronchialwand beobachtet man ferner nicht selten Anhäufungen von lymphadenoidem Gewebe; auch Einlagerungen von Fettzellen, zu kleineren Häufchen gruppiert, sind ein gewöhnliches Vorkommnis (s. Taf. I, Fig. 1 F G). Den Abschluss gegen das angrenzende Lungengewebe bildet ein feines, in der Längsrichtung der Bronchien verlaufendes Netz von elastischen Fasern.

Dieser Bau der Bronchialwand wiederholt sich mit einigen Modifikationen bei allen unseren Haussäugetieren. Beim Pferd sind die elastischen Fasern der Propria dick und auch sehr zahlreich. In der Muskularis finden sich ebenfalls viele, aber feine elastische Fasern, während diejenigen der Faserhaut wieder erheblich dicker und auch sehr zahlreich sind. Um die Knorpel liegt ein dichtes Netz derber elastischer Fasern.

Das elastische Substrat der Propria des Rindes ist sehr grobfaseriger Natur. In der Muskularis lassen sich ebenfalls, ähnlich wie beim Pferde, elastische Fasern erkennen, welche diejenigen des Pferdes an Dicke noch übertreffen und auch an Zahl nicht geringer sind. Um die Knorpel bilden sie ein dichtes Geflecht und ziehen sich vom Rande der Knorpel aus als starke elastische Faserzüge parallel zu den Muskelbündeln in der Faserhaut dahin. In der Lagerung der Knorpel scheinen ausnahmsweise auch Verschiebungen vorzukommen. Am Bronchus eines Kalbes sah ich nämlich einen Knorpelkern zwischen der Propria und der Muskularis liegen.

Die elastischen Fasern der Bronchialwand des Schafes sind in allen Teilen viel zarter und weniger zahlreich wie diejenigen der bisher besprochenen Tiere. So entbehren namtlich die Muskel- und Faserhaut der starken elastischen Beimengung und auch das die Knorpelplatten umspinnende elastische Netzwerk ist viel zarter

Ähnlich wie beim Schafe verhält sich auch das elastische Gerüst bei der Ziege; es ist jedoch insofern etwas kräftiger, als die elastischen Fasern zahlreicher sind.

Von ganz beträchtlicher Stärke ist dagegen das elastische Gerüst der Bronchialwand des Schweines; es erreicht zwar nicht ganz die Mächtigkeit desjenigen des Pferdes, gleicht ihm aber in der Anordnung sehr.

Der Hund weist in seiner Bronchialwand ein der Ziege an Stärke gleichkommendes elastisches Faserwerk auf. Die Fasern sind von mittlerer Dicke und finden sich ziemlich zahlreich.

Das elastische Gerüstwerk der Bronchialwand der Katze ist sehr zarter Natur. Am kräftigsten sind die Fasern der Propria (s. Taf. I, Fig. 1 Pr); die von Linser (34) und v. Czylarz (6) gemachte Beobachtung, dass im Knorpel da und dort elastische Fasern vorkommen, kann ich für die Katze bestätigen. Bei den übrigen Tieren habe ich sie nicht gefunden.

In der Wand der Bronchien finden, wie bereits oben angedeutet wurde, mehr oder weniger zahlreiche Drüsen Aufnahme. Über den histologischen Aufbau dieser Drüsen sind die Literaturangaben nicht sehr zahlreich; Oppel (48) bringt diesen Mangel durch folgende Bemerkung zum Ausdruck: „Eine eingehende neuere Darstellung über die Anordnung der Drüsen der Atmungswege und über das Vorkommen des einen oder anderen Typus der Schläuche (seröse oder Schleimzellen) bei verschiedenen Säugetieren fehlt, so dass hier jeder kleine Beitrag erwünscht ist.“

Seit einer Reihe von Jahren besteht bekanntlich ein Streit darüber, ob die Drüsen des Atmungsapparates dem gemischten Typus angehören oder ob es reine Schleimdrüsen sind. Über die Drüsen der oberen Luftwege des Menschen und verschiedener Haussäugetiere liegen eine Reihe von Arbeiten vor; mit denjenigen der feineren Bronchien haben sich nur wenige beschäftigt. Diese Drüsen werden in den Lehrbüchern als Schleimdrüsen aufgefasst. So beschreibt sie Sussdorf (65) folgendermassen: „Die Drüsen der Bronchialschleimhaut zeigen im wesentlichen den Charakter der Trachealdrüsen. In den grösseren Bronchien in reichlicherer Menge und stärkerer Entwicklung als „platt-kuchenartige“, geknäuelte und vielfach abgeknickte, verästelt-tubulöse Schleimdrüsen den Interstitien der Bronchialknorpel oder der äusseren Faserhaut eingelagert, erscheinen sie ausserdem sowohl in der inneren Schicht dieser als auch in den kleineren Bronchien als wenig umfangreiche, beim Pferd oft nur bauchig-erweiterte Schläuche mit einfachem, kegelförmigem Zellenbelag, der zuweilen in Schleimbildung begriffen scheint. In den kleineren Bronchien ist der Drüsengehalt jedenfalls ein sehr geringer, am bedeutendsten noch beim Schweine.“

Ellenberger und Günther (9) bezeichnen sie als den Trachealdrüsen ähnlich.

Eber (7) hat gelegentlich seiner Untersuchungen über multiple Adenombildung in den Lungen des Schafes einige bemerkenswerte Besonderheiten in Beziehung auf den histologischen Bau der normalen Schaflunge zur öffentlichen Kenntnis gebracht, auf die wir weiter unten zurückkommen werden. In einem Aufsatze „Sur la structure des glandes bronchiques“ hat Bonne (4) einige Angaben gemacht, welche nach dem Referat von Holl (20) Bd. VII, kurz angeführt werden sollen: „Bonne untersuchte den Bau der Bronchialdrüsen bei verschiedenen Tieren und dem Menschen. Die genannten Drüsen sind sehr ungleichmässig bei den einzelnen Tierspezies verteilt. Sehr selten sind sie bei den Nagern, zahlreich bei den Wiederkäuern, weniger zahlreich beim Hunde und Menschen. Die Acini oder ramifizierten Tubuli dieser Drüsen sind von granulierten Zellen gebildet, welche mehr oder weniger albuminoide Substanzen sezernieren. Beim Schafe und besonders beim Hunde sind die serösen Acini bei weitem die zahlreichsten. Beim Rind sind seröse und muköse Acini in ihrer Anzahl fast gleich. Sehr häufig findet man mitten in den Zellen, welche die Acini der serösen Drüsen auskleiden, Elemente, welche körniges Ferment enthalten. Diese unterscheiden sich leicht von den Proteïngranula. Das Cytoplasma und das Sekret der granulierten Zellen können gewisse Eigentümlichkeiten aufweisen, wodurch sie den muciparen Zellen näher gerückt erscheinen.“

Hiernach würden die Bronchialdrüsen dem gemischten Typus angehören. Bemerkenswert ist jedoch, dass Bonne selbst Zellen findet, welche gewissermassen ein Übergangsstadium zwischen der serösen und mukösen Form darstellen.

Die Drüsen, deren Lage sich so gestaltet, wie Sussdorf sie oben angibt, zeigen nach meinen Befunden bei den einzelnen Haustieren erhebliche Unterschiede.

Beim Pferde sind die Drüsen der feineren Bronchien äusserst spärlich; so finden wir z. B. an einem in der Längsrichtung halbierten Bronchus von 4 mm Durchmesser nur zwei Drüsenschläuche, und ein noch allseitig mit Knorpel umschlossener Bronchus von 1 mm Durchmesser weist nur einen Drüsenschlauch auf. Die Epithelzellen haben eine nahezu zylindrische Form, manchmal sind sie auch kegelförmig oder kubisch. Die

Weite der Drüsenschläuche, von Basis zu Basis der Epithelien gemessen, schwankt zwischen 12 bis 20 μ. Das Lumen derselben ist eng und beträgt nur einige μ.

Beim Rinde sind die Drüsen viel zahlreicher; an einem Bronchus z. B. von 2,3 mm Lichtung sehen wir acht Drüsenschläuche. Die Drüsen sind im allgemeinen ziemlich weit (bis 85 μ); daneben kommen auch Drüsenschlauchdurchschnitte vor, welche einen Durchmesser von 20 μ besitzen. Die Form der Zellen ist kubisch.

Ähnlich wie beim Pferd verhalten sich die Drüsen des Schweines; bei diesem sind sie zwar viel zahlreicher: an einem Bronchus von 1 mm Lumen zählt man sechs Drüsenschlauchdurchschnitte; aber an Form und Grösse der Drüsenzellen, sowie an Weite der Drüsenschlauchdurchschnitte gleichen sie jenen des Pferdes. Nicht eben selten lassen sich auch Gianuzzische Halbmonde nachweisen.

Wie bereits oben angedeutet wurde, hat Eber (7) eine eingehende Beschreibung der Bronchialdrüsen des Schafes gegeben. Sie lautet:

„Bei der mikroskopischen Untersuchung der normalen Schaflunge fällt in erster Linie der grosse Reichtum an Schleimdrüsen in der Wandung selbst der kleinsten Bronchien auf. Diese vielfach verästelten, stark geschlängelten, tubulösen bezw. tubulo-acinösen Drüsen haben ihre Lage in der äusseren Faserschicht der Bronchialwand, welche beim Schafe, ähnlich wie beim Rinde und Schweine, bis zu den feinsten interlobulären Bronchien mit Knorpeleinlagerungen ausgestattet ist. Obwohl die Drüsenschläuche mit der Grösse der Bronchien an Zahl entsprechend abnehmen, so stellen sie doch selbst bei den kleinsten interlobulären Verzweigungen der Bronchien einen nie fehlenden Bestandteil der Bronchialwand dar. Am zahlreichsten finden sich die Drüsenschläuche in der unmittelbaren Umgebung des bronchialen Muskelrings; sie werden aber auch weder zwischen den einzelnen Knorpelplatten noch in der peripheren Schicht der bronchialen Bindegewebsscheide, woselbst sie oft nur durch spärliche Lagen feinfaserigen Bindegewebes vom Lungenparenchym getrennt sind, vermisst. Grössere Drüsenschläuche sind häufig von Zügen glatter Muskelfasern begleitet. Nicht selten trifft man in der Bronchialwand auch Schleim-

drüsen und glatte Muskelfasern in regelmässiger Schichtung an (vergl. Taf. IIa)."

„Entsprechend dem stark geschlängelten Verlaufe der Drüsen erblickt man in den Schnittpräparaten vorwiegend Querschnitte und nur vereinzelte Längsschnitte von Drüsenschläuchen. Nur die kleinsten Querschnitte haben eine kreisrunde oder längsovale Form. Die grössten sind durchweg unregelmässig gestaltet und durch vielfache, in das Lumen vorspringende Hervorragungen in Buchten von wechselnder Tiefe und Breite geteilt, wodurch die im allgemeinen mehr nach dem tubulösen Typus gebauten Schleimdrüsen sich in ihrem Bau dem acinösen Typus nähern. An bestimmten Stellen durchbrechen die Drüsenschläuche den bronchialen Muskelring und münden, eine deutliche Einschnürung bildend, in einer der durch Längsfaltung der Bronchialschleimhaut gebildeten buchtigen Vertiefungen in das Lumen der Bronchien ein."

„Der Umstand, dass man fast in allen Schnitten mehr oder minder deutlich markierte Einmündungsstellen solcher Schleimdrüsen antrifft, lässt darauf schliessen, dass die Bronchialschleimhaut mit solchen dicht übersät ist."

„Das Epithel der Schleimdrüsen wird von einer einfachen Schicht zylindrischer oder kegelförmiger Zellen mit vorwiegend peripher gelagerten Kernen gebildet. Die Grösse der Zellen ist verschieden. Man findet alle Übergänge vom einfachen kubischen Epithel bis zu den nahezu die Grösse der Epithelzellen in den kleineren Bronchien erreichenden Zylinderzellen. Diese durch ihre Grösse besonders auffallenden Zellen liegen meist in Gruppen zusammen und stellen, wie der in Schleimbildung begriffene Zelleib erkennen lässt, den tätigen Teil der Drüsenschläuche dar. Im allgemeinen überwiegen jedoch in den Drüsenschläuchen der vorliegenden Schnitte die niedrigen Zellformen."

„Die Schleimhaut der kleineren Bronchien lässt auf dem Querschnitt die bekannten kegelförmigen, radiär gestellten Falten erkennen, in deren Vertiefungen, wie schon erwähnt, die Schleimdrüsen einmünden. Das lange, mehrschichtige, stäbchenförmige, teils mit Flimmerhaaren ausgestattete, teils in der Schleimbildung begriffene Epithel geht an diesen Einmündungsstellen, unter Verlust der Flimmerzilien allmählich

niedriger werdend, ohne Grenze in das kubische Epithel der Drüsenschläuche über."

Mit dieser Beschreibung der Drüsen des Schafes stimmen meine Befunde (s. Taf. I, Fig. 2 D) vollkommen überein. Ich darf wohl noch hinzufügen, dass bei Anwendung von Schleimfarbstoffen in den zylindrischen Drüsenzellen ähnliche Gebilde auftreten, wie man sie als Becherzellen im Schleimhautepithel sieht.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie beim Schafe bieten die Bronchialdrüsen bei der Ziege dar; nur scheinen sie bei diesem Tiere nicht so zahlreich zu sein.

Die auch in den feinsten Bronchien noch zahlreich vorhandenen Drüsen des Hundes zeigen eine sehr starke Knäuelung. Die Drüsenzellen sind zylindrisch oder kegelförmig und viel kleiner als diejenigen anderer Tiere, z. B. des Pferdes.

Auch bei der Katze zeigen die Epithelien der sehr zahlreichen Drüsen (Taf. I, Fig. 1 D) diese kleine Form.

Wie aus dem Vorstehenden ersichtlich, weisen die Drüsen unserer Haustiere erhebliche Verschiedenheiten auf, welche sich in erster Linie auf Form und Weite derselben beziehen. So haben Pferd und Schwein ähnlich gebaute Drüsen, ebenso Schaf und Ziege; diejenigen letzterer Tiere springen durch ihr weites Lumen in die Augen. Zwischen Pferd und Schaf steht in bezug auf die Weite des Drüsenlumens das Rind. Die Drüsen der Fleischfresser haben im Verhältnis zu denen der Pflanzenfresser viel kleinere Epithelzellen; sie sind eng, stark geknäuelt nnd sehr zahlreich.

Hinsichtlich der Epithelzellen stimmen die Drüsen der von mir untersuchten Tiere darin überein, dass sie ein gleich verschiedenartiges Aussehen der Epithelien beobachten lassen. Man sieht bei allen Tieren in den Drüsenschlauchdurchschnitten einerseits grosse Zellen mit randständigen Kernen. Der Zelleib ist hellglänzend, zeigt deutliche Umgrenzung und feinste Körnelung, welche an der Basis der Zellen etwas stärker ist als an dem der Lichtung zu gelegenen Teile. Andererseits sind Zellen zu sehen, welche kleiner, nicht glänzend, sondern trübe und stark gekörnelt sind. Zwischen diesen Extremen kommen die verschiedensten Zwischenstufen vor, und man kann diese Unterschiede am schönsten an Schnitten sehen, welche, mit einem Kernfarbstoff tingiert, in Glyzerin eingebettet sind. Behandelt man die Schnitte mit spezifischen Schleimfarbstoffen, so färben sich die hellen Zellen genau so wie

die Becherzellen der Schleimhautepithelien mehr oder weniger intensiv rot, wenn man Mucikarmin oder Thionin verwendet, blau, wenn man mit Muchämateïn gefärbt hat. Die kleineren, trüberen Zellen dagegen haben sich gar nicht oder nur ganz schwach gefärbt. Da und dort sieht man im Lumen der Drüsenschläuche unregelmässig geformte Flecke, welche den Farbstoff gut aufgenommen haben.

Auf Grund dieses Verhaltens wird man nicht fehlgehen, die grossen, hellen Zellen für Schleimzellen zu halten, deren Zelleib in schleimiger Umwandlung begriffen ist, während die kleinen Zellen ihren Schleim bereits abgegeben haben und sich nun regenerieren. Wir hätten demnach die Drüsen der feineren Bronchien als reine Schleimdrüsen anzusprechen.

Der mit kubischem Epithel ausgekleidete Ausführungsgang der Drüsen zeigt vor seiner Einmündung in den Bronchus eine ampullenförmige Erweiterung, welche gewöhnlich zwischen Muskel- und Faserhaut liegt, manchmal jedoch der Schleimhaut näher gelagert ist. Gegen diese hin verengt sich das Lumen des Ausführungsganges wieder, das kubische Epithel wird zylindrisch und trifft etwa an der Grenze zwischen Schleimhaut und Muskelhaut mit dem Flimmerepithel der Bronchialschleimhaut zusammen, welches an dieser Stelle eine trichterförmige Einsenkung gebildet hat.

Der allgemeinen Ansicht gegenüber, „dass das Verschwinden der Schleimdrüsen mit dem der Knorpel Hand in Hand ginge,“ hat Sussdorf (65) beobachtet, dass beim Rinde die Drüsen lange vor dem Knorpel aus der Bronchialwand verschwinden. Ich habe dieselbe Beobachtung gemacht. Aber auch in anderer Beziehung fand ich die oben erwähnte Ansicht nicht bestätigt. Ich sah nämlich im Bronchus der Katze, welcher 0,28 mm im Durchmesser hatte, noch Drüsen, während keine Andeutung von Knorpel mehr zu sehen war.

Die Bronchiolen.

Der Gebrauch der Bezeichnung Bronchiolen (Bronchiola)[1]) ist, wie eine genauere Prüfung an der Hand der histologischen

[1]) Bronchiola und nicht Bronchioli ist das richtige Deminutivum von Bronchia, und Bronchia, nicht Bronchi, die richtige lateinische Benennung der Luftröhrenverzweigungen in der Lunge. Die letztere Form wenden nach dem Zeugnis Hyrtls Celsus und Aurelianus für die griechische Form βρόγχοι an; Brocchus s. Bronchus gilt für die vorstehenden Zähne gewisser Hunde und Menschen, niemals aber für die Ausläufer der Trachea.

Lehrbücher ergibt, so verschieden, dass eine genaue Umgrenzung dieses Begriffes recht wünschenswert erscheint. Man könnte die Benennung Bronchiola wohl von dem Eintritt der Luftröhrenästchen in das Lungenläppchen abhängig machen, indem man alle interlobulär verlaufenden, also noch im Interstitialgewebe befindlichen Bronchialverzweigungen als Bronchia höherer und niederer Ordnung, als Bronchiola dagegen die in das Läppchen eintretenden, mit Alveolen noch nicht besetzten Luftgänge bezeichnete. Nun ist es aber bei der Mehrzahl unserer Haussäugetiere (Pferd, Schaf, Ziege, Hund, Katze) schlechterdings nicht möglich, weder an Schnitten noch an Korrosionspräparaten immer die Umgrenzung der Läppchen auch nur annähernd genau festzustellen. Dagegen lässt sich als allgemeingültiges Kriterium für die Bezeichnung Bronchiola — in Übereinstimmung mit der Mehrzahl der Autoren — das Fehlen von Knorpel und Drüsen einerseits, sowie dasjenige von Alveolen und respiratorischem Epithel, andererseits aufstellen.

Mit der allmählichen Verengerung des Lumens der Bronchien geht auch eine allgemeine Verdünnung ihrer Wandteile Hand in Hand. Das Epithel wird einschichtig und verliert nach und nach die Flimmern; es ist anfangs noch zylindrisch oder hoch kubisch und scheint schliesslich, immer niedriger werdend, ganz zu verschwinden, d. h. es geht, wie man mit Kölliker (25) an mit Silbernitrat gefüllten Lungen beobachten kann, in das respiratorische Epithel über, jedoch so, dass erst nur die eine Seite von diesem ausgekleidet ist.

Die elastischen Fasern der Schleimhaut nehmen sowohl an Zahl als auch an Dicke immer mehr ab, so dass diese, wie auch Linser (34) angibt, nur noch von einigen in der Längsrichtung verlaufenden elastischen Fasern mittlerer Dicke unterlegt ist. Durch die Kontraktionen der glatten Muskelzellen in der Wand der Bronchiolen bildet die Schleimhaut oft so hohe Falten, dass durch diese das Lumen nahezu vollständig ausgefüllt wird. Manchmal fehlen diese Falten auch ganz; es scheint, dass durch die durch Injektion der Bronchien veranlasste Dehnung der Tonus der Muskulatur überwunden und die Faltenbildung zum Verschwinden gebracht werden kann.

Auch die Muskularis büsst in gleichem Maße wie die Schleimhaut an Stärke ein. Man sieht anfangs einen schmalen

Ring, dann nur noch einzelne glatte Muskelzellen nebeneinanderliegend um die Schleimhaut herum verlaufen, welche an den feineren Bronchiolen keinen geschlossenen Ring mehr bilden. Dazwischen liegen einzelne elastische Fasern.

Die Faserhaut, aus welcher, wie erwähnt, die Knorpelplatten und vor oder nach diesen die Drüsen verschwunden sind, lässt einzelne längs- oder querverlaufende elastische Fasern erkennen. Man kann in ihr häufig Ansammlungen von lymphatischem Gewebe beobachten, welches sich, im Querschnitt getroffen, halbmondförmig um die Bronchiolen lagert. Auf dieser Seite sieht man dann die Schleimhaut faltenlos, wenn auch gegenüber mehr oder weniger hohe Schleimhautfalten sich befinden. Manchmal liegen auch grössere Haufen von Lymphzellen in der Gabel, welche zwei sich verzweigende Bronchiolen bilden.

Diese Darstellung des Aufbaues der terminalen luftleitenden Kanäle gilt für alle Haussäugetiere, jedoch mit der Einschränkung, dass die Dicke und Zahl der elastischen Fasern ähnliche Unterschiede aufweisen, wie wir sie oben kennen gelernt haben.

Es erübrigt noch, eines in seiner oben erwähnten Arbeit von Eber (7) beschriebenen Vorkommnisses an den Bronchiolen des Schafes zu gedenken; es ist dies, wie Eber sagt, „das zahlreiche Vorkommen eigentümlicher, mit einer einfachen Lage kubischer Zellen bekleideter, bald rundlicher, bald mehr langgezogener, bald völlig unregelmässig gestalteter, immer aber vielfach ausgebuchteter und verzweigter Hohlräume mitten im respirierenden Parenchym (vergl. Taf. I^{d}, Taf. II^{a} c). Der Zellenbelag dieser Hohlräume ist im ganzen etwas niedriger als derjenige der durch kreisförmigen Querschnitt, schmalen Muskelring und spärliche, bindegewebige Umkleidung als Terminalbronchien kenntlichen Hohlräume, und unterscheidet sich durch nichts von dem Epithelbelage der Schleimdrüsen in der Wandung der grösseren Bronchien. Im übrigen erinnern die starkverzweigten buchtigen Hohlräume noch am ehesten an die vielgestaltigen Bilder, welche man bei Prostataquerschnitten zu Gesicht bekommt.“

Ferner heisst es dort: „Wie nun auch im einzelnen der unmittelbare Übergang der luftführenden Wege in das respirierende Parenchym erfolgen mag, so ist doch das eine zweifellos aus den vorliegenden Schnitten ersichtlich, dass nämlich die Terminalbronchien in der Schafslunge vor ihrem Übergang in die Alveolar-

gänge bezw. Infundibula stark verzweigte, buchtige Erweiterungen bilden, die ihrerseits wieder mit vielfachen, schlauchförmigen Ausstülpungen versehen sind, welche sich histologisch von den Drüsenschläuchen der kleinen Bronchien nicht unterscheiden und möglicherweise auch physiologisch deren Stelle vertreten."

Ganz ähnliche Bilder, wie sie hier Eber beschreibt, fand ich bei den von mir untersuchten Lungen eines Pferdes, sowie eines Schweines. Der von Eber gegebenen Deutung dieser Bilder kann ich mich jedoch nicht anschliessen. Die Endbronchien des Schafes sind zwar — das finde ich auch an meinen Präparaten, gegenüber denen anderer Tiere (z. B. Fleischfresser) etwas erweitert, ein Vorkommnis, auf das auch schon Schottelius (58) hingewiesen hat. Für die „vielfachen schlauchförmigen Ausbuchtungen der Terminalbronchien" jedoch lässt sich wohl eine andere Erklärung finden.

In Schnitten, welche aus einem im Anatomischen Institut schon einige Jahre in 4% Formalinlösung bezw. in 70% Alkohol liegenden Material stammen, fand ich sowohl beim Pferde wie beim Schwein Schief- und Längsschnitte von Terminalbronchien, welche ganz ähnliche Bilder zeigten, wie Eber sie in Taf. II[a] unter c und in Taf. II[b] in Fig. 1, 2 und 3 abgebildet hat. Man sieht da manchmal Durchschnitte von zwei, hohe Schleimhautfalten tragenden Bronchiolen, welche zwar, noch ein gemeinschaftliches Lumen aufweisend, eben im Begriffe stehen, sich zu verzweigen und von denen der eine im Quer-, der andere im Längsschnitt getroffen ist. Dadurch entstehen „völlig unregelmässig gestaltete, vielfach ausgebuchtete Hohlräume." Namentlich finden sich auch die in Taf. II[a] unter c und in Taf. Ib in Fig. 1 und 3 abgebildeten, im freien Lumen des Bronchiolus liegenden Querschnitte von Längsfalten der Schleimhaut.

Dieser Befund machte mich darauf aufmerksam, zu untersuchen, ob die Eberschen „Ausstülpungen" nicht durch eine starke Faltung der Schleimhaut vorgetäuscht wurden. Dass Eber stark gefaltetes Material untersucht hat, geht aus der starken Faltenbildung des Bronchus hervor, welcher in Taf. II[a] abgebildet ist. Die Schaflungen, welchen meine Präparate entstammen, wurden mit absolutem Alkohol von einem Hauptbronchus aus injiziert und nach 48stündiger Fixierung und Härtung in Paraffin eingebettet. Die Bronchiolen zeigen glatte Wände und die

Alveolen eine Ausdehnung, wie sie etwa dem hohen Inspirationszustand entsprechen mag. Die Lungen vom Pferd und Schwein dagegen, welche die von Eber beschriebenen Bilder zeigen, waren nicht injiziert, sondern stückweise in 4 % Formalinlösung bezw. in absolutem Alkohol eingelegt und so gehärtet worden.

Ob nun dieser Härtungsmodus oder das lange Aufbewahren in härtenden Flüssigkeiten, wie es bei dem Material von Pferd und Schwein und vielleicht auch bei demjenigen, welches Eber untersuchte, geschehen ist, durch eine nachträgliche Schrumpfung diese starke Faltenbildung bedingte, oder ob die Schleimhaut im Retraktionszustand der Lunge fixiert wurde und deshalb die Faltung zeigt, lasse ich als nebensächlich dahingestellt. Es handelt sich vielmehr nur darum, zu prüfen, ob diese „Ausstülpungen" in der Bronchiolenwandung des Schafes sich finden und ob die ihnen zugeschriebenen Eigenschaften von so abweichendem Charakter sind, dass sie Eber als eine Eigentümlichkeit und Besonderheit der Schafslunge bezeichnen konnte, oder ob diese „Ausstülpungen" nicht jeweils das Tal hoher Schleimhautfalten sind.

Dass ich an der lege artis fixierten Schaflunge keine Schleimhautfalten beobachtet habe, habe ich bereits erwähnt. Es liessen sich aber auch keine „Ausstülpungen" oder drüsenförmige Oberflächeneinsenkungen beobachten. Auch an sehr gut gelungenen Metallausgüssen der Lunge des Schafes waren die Positive zu jenen „Ausstülpungen", die man vielleicht in Form von feinen Wärzchen, mindestens aber als Rauhigkeiten der Oberfläche hätte erwarten können, nicht zu finden. Der Bronchiolenausguss zeigte stets eine vollkommen glatte Oberfläche. Das Epithel dieser „Ausstülpungen" ist nach Eber „im ganzen etwas niedriger" als das der Terminalbronchien; mit dieser Eigenschaft ist jedenfalls kein nennenswerter Unterschied bezeichnet. Durch die andere Angabe aber, das „aus einer einfachen Lage kubischer Zellen" bestehende Epithel „unterscheidet sich durch nichts von dem Epithelbelag der Schleimdrüsen in den grösseren Bronchien," tritt Eber in Widerspruch mit seiner eigenen Beschreibung des Drüsenepithels, welchem er eine verschiedene Höhe, vom „einfachen kubischen Epithel bis zu den nahezu die Grösse der Epithelzellen in den kleineren Bronchien erreichenden Zylinderzellen," zuerkennt. Gerade die verschiedene

Höhe des Epithels, welche den „Ausstülpungen" fehlt, ist wohl als der Ausdruck der schleimbereitenden Tätigkeit aufzufassen, da „diese", wie Eber selbst sagt, „durch ihre Grösse besonders auffallenden Zellen", „wie der in Schleimbildung begriffene Zelleib erkennen lässt, den tätigen Teil der Drüsenschläuche" darstellen. Solche oder ähnliche Eigenschaften hätte Eber an den „schlauchförmigen Ausbuchtungen" nachweisen sollen, „um sie den Drüsen der Bronchialwand als physiologisch nahestehend" bezeichnen zu können.

Nach all dem glaube ich dieses Vorkommnis nicht als eine Besonderheit auffassen zu können und zu sollen, „die in noch höherem Maße als der Drüsenreichtum der Bronchialwand der Schaflunge ein eigenartiges Gepräge verleiht." Die „schlauchförmigen Ausbuchtungen" wurden wohl durch Bilder vorgetäuscht, welche einer starken Faltung der Schleimhaut und einer entsprechend schiefen Schnittrichtung ihre Entstehung verdanken.

Die respirierenden Teile der Lunge.

Die Lunge gilt nach althergebrachter Anschauung in morphologischer Hinsicht als eine Drüse tubulo-alveolären Baues. Zu dem Parenchym derselben, d. h. dem beim Gasaustausch direkt beteiligten Teile der Lunge werden seit Malpighi (1661) die Vesiculae aëreae s. Cellulae pulmonales oder, wie Rossignol (56) sie nannte, die Alveolen gerechnet. Nach Malpighi hat sich eine Reihe von Autoren mit der Erforschung des feineren Baues der Lungen beschäftigt. Diese waren nach Rossignol in zwei Lager geteilt, je nach der Art und Weise, wie sie bei ihren Untersuchungen zu Werke gingen: die einen prüften die Lunge — und dies ist die ältere Methode — in aufgeblasenem und getrocknetem Zustande; an geeigneten Schnitten solcher Lungen, kann man, so meint er (S. 14), den Eintritt des Bronchus in den Lobulus verfolgen; man kann wohl auch noch die innere Oberfläche der ersten Verzweigungen prüfen; „mais il est à peu près impossible", fährt er fort, „d'en suivre les divisions subséquentes ou de second ordre, dont les parois sont tellement minces et diaphanes qu'elles se confondent avec les parties voisines. L'aspect d'une coupe faite sur un poumon ainsi préparé ne peut être mieux comparé qu'à celui d'un pain très-blanc ou d'une éponge fine. Si on en soumet une tranche mince à la loupe ou

au microscope, on n'y decouvre que des cavités irrégulières, de toutes dimensions, parfois sinueuses comme le disait Malpighi, et qui semblent incomplètement cloisonnées. Cela provient uniquement de la transparence trop grande des lamelles du parenchyme pulmonaire, en sorte que certaines parvis, suivant la direction des rayons lumineux, échappent nécessairement à l'œuil le plus exercé et que l'on prend pour une cavité unique l'assemblage de plusieurs, et pour une surface plane celle qui est marquée de cavitées peu profondes."

Dieser Methode bedienten sich hauptsächlich Malpighi, Helvétius, Bourgery und andere. Sie schuf die Vorstellung von der zelligen, schwammigen, kavernösen oder labyrinthischen Natur des Lungengewebes.

Die andern — nämlich Willis, Reisseisen und ihre Anhänger — verwendeten bei ihren Untersuchungen die Quecksilberinjektion in die Bronchien. Auch diese Methode hält Rossignol aus mehr als einem Grunde für unzulänglich. „Man kann," sagt er, „dafür keinen besseren Beweis anführen, als den Stillstand, in welchem diese Frage (la structure intime du parenchyme pulmonaire) seit einer Reihe von Jahren verharrt ist, trotz der neueren zahlreichen Fortschritte der Histologie."

Rossignol wendet daher für seine Untersuchungen als die der Erhaltung natürlicher Verhältnisse am meisten Rechnung tragende Methode die folgende an: l'injection fortement colorée de capillaires sanguins, suivie de l'insufflation et de la dissiccation de l'organe (S. 16). Als Injektionsmasse verwendet er „un mélange d'essence de térébinthine avec un sixième environ de vernis de Cobalt et du vermillon porphyrisé. On met de ce dernier autant que le liquide peut en tenir en suspension; car plus il est colorée plus la préparation est avantageuse."

Die Ergebnisse, welche Rossignol mit Hilfe dieser Methode erzielte, sind so wichtig und der Erkenntnis des feineren Baues der Lunge so förderlich gewesen, dass es wohl angezeigt erscheint, auf dieselben näher einzugehen und zwar um so mehr, als Rossignol von den späteren Autoren vielfach nicht richtig verstanden und zitiert worden ist.

In der richtigen Erkenntnis, dass die Lunge der Säugetiere die Vereinigung einer grossen Zahl gleichartiger Läppchen ist, welche den Enden eines gemeinsamen Bronchialbaumes angehängt

sind, beschränkt sich Rossignol darauf, die Struktur dieser Läppchen zum Gegenstand seiner Untersuchungen zu machen. Die Verzweigungen der in das ausserordentlich mannigfaltig gestaltete Läppchen stets einzeln eintretenden „bronche lobulaire“ erfolgen derart, dass diese von ihrem Ursprung bis zu ihrem Ende nach allen Richtungen Äste abgibt; die Anzahl dieser Zweige, ihr Ursprung und ihre Richtung sind sehr verschieden and hängen von der Grösse und Form des Läppchens ab. Der häufigste Typus der Teilung ist die Dichotomie oder Trichotomie. Die von der „bronche lobulaire“ abgehenden Äste lösen sich auf in Zweige erster, zweiter, dritter, im extremsten Falle bis fünfzehnter Ordnung; die Endzweige sind jedoch in der Regel solche vierter oder fünfter Ordnung. An diesen (bezw. an den Zweigen der zwei oder manchmal der drei letzten Ordnungen) sieht man „avec évidence lorsqu'elles sont ouvertes longitudinalement, que leur surface est tapissée ou comme gaufrée par une foule de petites cavités régulières, peu profondes, rangées les unes á côté des autres et séparées par des cloisons minces, entières et de même hauteur, qui font saillie dans l'intérieur du tuyau bronchique.“ Diese kleinen Hohlräume, welche Rossignol zum erstenmal in der Lunge des Hundes, dann auch in derjenigen des Menschen und der wichtigsten Säugetiere sah, und welche er „alvéoles pulmonaires pariétales“ nennt, treten im Anfang wenig zahlreich und wie zerstreut auf; „mais elles se rapprochent bientôt pour tapisser toute la surface interne des dernières divisions bronchiques et n'être plus séparées que par des cloisons minces qui ont, en général, moins d'hauteur que celles des alvéoles qui couvrent le fond des infundibulums,“ (welch letztere er im Gegensatz zu den übrigen Alveolen „les terminales“ nennt).

Es kann nicht der leiseste Zweifel darüber herrschen, dass Rossignol hier die später so benannten Bronchioli respiratorii und Alveolengänge gesehen und beschrieben hat. Den letzteren sind auch noch die kurzen, ebenfalls mit Alveolen dicht besetzten „tubes de réunion“ zuzurechnen, welche die „infundibulums ou entonnoirs“ vereinigen; diese letzteren sind kleine, an der inneren Oberfläche mit etwas grösseren Alveolen ausgestattete Säckchen von der Form eines abgestumpften Kegels, welche

sich zu mehreren seitlich und terminal vorfinden. Die Trichterform dieser Endsäckchen ist beim älteren Individuum besser ausgeprägt als beim jugendlichen, am meisten ist sie es beim beginnenden Emphysem, bei welchem auch die Alveolen des Infundibulums am meisten aufgeblasen erscheinen.

Über die Funktion der Alveolen äussert sich Rossignol, dass sie offenbar der Teil des Organs sind, welcher für die Blutauffrischung bestimmt ist; es beweise dies das reiche Kapillargefässsystem, welches die Arteria pulmonalis liefert und welches bei der Injektion dieses Gefässes an den haardünnen Bronchienzweigen da auftritt, wo diese sich mit Alveolen zu besetzen beginnen.

Aus alledem sieht man, dass Rossignol den Bau der Lunge gekannt und beschrieben hat wie keiner vor ihm und auch die späteren Autoren haben, abgesehen vom respiratorischen Epithel, seinen Entdeckungen wenig Neues hinzuzufügen gehabt: Rossignol kannte unsere heutigen respiratorischen Bronchiolen, die Alveolengänge und deren aufgeblasene Enden, die Infundibeln, welche mit ihren von einem feinen, reichverzweigten Kapillarnetz umsponnenen Alveolen das (respiratorische) Parenchym der Lunge ausmachen.

Bei der Prüfung der weiteren Entwicklung, welche die Erforschung des Lungenparenchyms genommen hat, kann man sich des Eindruckes nicht erwehren, dass die klassische Arbeit Rossignols nicht genügend bekannt war oder gewürdigt wurde; vielleicht auch, dass er nicht richtig verstanden worden ist.

Unter andern hat z. B. E. Schulz (1850) dann für die feineren, beim Menschen ca. 1,5 mm weiten, knorpelfreien Bronchien den Namen Bronchiola angewendet und weiterhin die zwischen ihnen und den Infundibula verkehrenden Tubes de réunion die Petioli infundibulorum getauft; er will auch als erster die denselben vereinzelt ansitzenden Cellulae s. alveoli parietales gekannt haben.

Kölliker (1852) hat wohl den Namen Alveolen acceptiert, sich aber bezüglich der von ihnen gebildeten Gruppen, Rossignols „Infundibula", in offenbarer Verkennung oder Unkenntnis der Rossignolschen Funde, dahin ausgesprochen, dass sie „den kleinsten Läppchen traubenförmiger Drüsen entsprechen, dass daher nicht die geringste Nötigung vorhanden" sei, dieselben

mit einem anderen Namen, also dem Namen Infundibula zu belegen. Diesen Widerstand gegen den letzteren Namen hat auch v. Ebner (8) noch in der neuesten (VI.) Auflage der Köllikerschen Gewebelehre (1902) aufrecht erhalten und zwar mit dem gleichen Unrecht. Es heisst dort (S. 299): „Dieser Ausdruck beruhte auf der unrichtigen Vorstellung, dass jeder Bronchiolus sich plötzlich trichterförmig in einen birnenförmigen Sack erweitere (Infundibulum), der ringsum von Alveolen bedeckt ist, wie dies etwa im grossen bei der Lunge eines Frosches der Fall ist, die in der Tat einen ringsum mit wabigen Ausbuchtungen besetzten Sack darstellt. Tatsächlich gibt es aber in der Säugetierlunge solche Infundibula, wie sie der Vorstellung Rossignols zu Grunde lagen, nicht, sondern vielmehr, wie aus Fig. 1060 und den nach Schnitten naturgetreu dargestellten Fig. 1063 und 1066 ersichtlich ist, verzweigte Gangsysteme, welche ganz an tubulo-acinöse Drüsen erinnern. Als Trichter oder Infundibula könnte man höchstens die blinden, terminalen Enden der Alveolengangsysteme (Fig. 1060i) bezeichnen, was jedoch überflüssig ist und der von Rossignol entwickelten Vorstellung nicht genau entsprechend ist, da ja die plötzliche Erweiterung des Gangsystems nicht an diesen blinden Endästen, sondern am Übergange des Bronchiolus in die Alveolengänge sich findet.“ Ich sagte „mit dem gleichen Unrecht“; denn Rossignol hat ja auch nur „die blinden, terminalen Enden der Alveolengangsysteme“ als „Infundibula“ bezeichnet!

Auch die folgenden Autoren haben die Alveolen im Sinne Rossignols beibehalten, aber schon Le Fort (1859) führte für die Bronche lobulaire den Namen Bronche interlobulaire, für deren Äste den Namen Bronche intercellulaire und für das Infundibulum den Namen Lobule secondaire ein. Wieder anderer Namen bediente sich für die ersteren und letzteren Teile Waters (1860), indem er sie intralobular branche bezw. airsacs nannte. Henle (1866) lässt in Anlehnung an die Arbeit Rossignols den in ein Läppchen in der Regel allein eintretenden lobulären Bronchus in vier bis fünf Endzweige, terminale Bronchien, zerfallen, deren letzte mit Alveolen besetzt sind, und ihnen die Rossignolschen Infundibula als ausgebuchtete Säckchen zu zwei bis sechs und mehr, übrigens nicht nur endständig, sondern auch seitlich, anhängen.

Eine für die Folge nicht ganz bedeutungslos gebliebene Abänderung in der Benennung der respirierenden Hohlräume der Lunge wurde von F. E. Schulze (1871) veranlasst, welcher die Darstellungen Rossignols und anderer französischer und englischer Forscher als der seinigen ähnlich bezeichnet (S. 465, Anm. 2). Er führte für die letzten mit Alveolen dicht besetzten Verzweigungen der Bronchien den Namen Alveolengänge ein, was den früheren Beschreibungen gegenüber einen entschiedenen Fortschritt bedeutete, indem dadurch die klare Darlegung der Verhältnisse ganz bedeutend erleichtert wurde.

Ihm hat sich im wesentlichen und unter einigen hier nicht belangreichen Abänderungen Henle (1873 in der II. Auflage seiner Eingeweidelehre) angeschlossen. Dagegen hat Kölliker (25, 1881) zuerst darauf hingewiesen, dass beim Menschen und Hunde „das Gebiet der Teile, die beim Gasaustausch eine Rolle spielen, um ein erhebliches weiter hinauf gerückt werden muss," nämlich in das Bereich der mit respiratorischem Epithel und beim Menschen mit einzelnen, beim Hunde mit zahlreichen Alveolen ausgestatteten Bronchioli respiratorii als des weiteren Zwischenstücks zwischen den Bronchiolen und den Alveolengängen.

Wenn auch nicht zu verkennen ist, dass Kölliker in dem Nachweis des respiratorischen Epithels einen bedeutungsvollen Fortschritt in der Erkenntnis der feineren Struktur der Teile des respiratorischen Parenchyms der Lunge herbeigeführt hat, so hat er doch zu der Klarlegung der Morphologie desselben keinen nennenswerten Beitrag gegenüber Rossignol geliefert.

Erst W. S. Miller, der (41, 1900, S. 206) nicht ganz mit Recht über die Verwirrung in der Nomenklatur der respiratorischen Teile der Lunge absprechend urteilt, hat, abgesehen von der Umnennung der Infundibula in Luftsäckchen, Sacculi alveolares, Air-sacs, noch ein neues Element in die Reihe der respiratorischen Hohlräume eingefügt. Auf Grund seiner nach mikroskopischen Präparaten hergestellten Plattenmodelle führt jeder terminal etwas erweiterte Alveolengang zunächst durch runde Öffnungen in drei bis sechs annähernd sphärische Hohlräume, Atria, und erst diese hängen mit einer Anzahl grösserer und unregelmässigerer Säckchen, eben den Luftsäckchen, zusammen. Miller schiebt also zwischen den Schulze- und Köllikerschen Alveolargang und die Infundibula

die Atrien als die Ausgangspunkte je einer Gruppe von Luftsäckchen (Rossignols Infundibula) ein und beschreibt diese als nicht röhrenförmige, sondern mehr oder weniger kugelige Hohlräume, deren Wandungen der Muskelfasern entbehren und in ihrem Bau durchaus denjenigen der Luftsäckchen gleichen sollen; sie seien viel kleiner als die Luftsäckchen und ihre Oberfläche genau so wie diejenige der Alveolargänge und der Luftsäckchen mit zahlreichen Alveolen besetzt. In dieser Darstellung begegnet Miller ein grosser Widerspruch gegenüber der (S. 204) vorausgegangenen Beschreibung der respirierenden Hohlräume, welche er als Ergebnis seiner früheren (43, 1892) Untersuchung wiederholt. Denn nach dieser fand er für den Hund, „dass der letzte Ast des Bronchus, den ich (Miller) „Terminal bronchus“ (Alveolargang) nannte, sich an seinem Ende etwas erweitert, ehe er sich in das Parenchym der Lunge auflöst. Aus diesem erweiterten Endstück des „Terminal bronchus“ führen drei bis sechs rundliche Öffnungen in annähernd sphärische Hohlräume, die „Atria“. Jedes Atrium wiederum hängt mit einer Anzahl grösserer unregelmässiger Hohlräume („Air-sacs“) zusammen, welche an ihrer Oberfläche kleine Vorbuchtungen („Air-cells“) tragen,“ während er (41, 1900) auf S. 205 zum Ausdruck bringt, „dass zwischen jedem Luftsäckchen und dem Alveolargang noch ein Hohlraum eingeschaltet ist, der sich regelmässig und in allen Teilen der Lunge findet.“ Es erhebt sich hiernach angesichts dieser auf zwei Seiten einander folgenden Darstellungen die Frage, sitzt an jedem Alveolargang nur ein Atrium und an diesem nur ein Luftsäckchen, oder sitzen an jedem Alveolargang drei bis sechs Atrien mit je einer Anzahl Luftsäckchen?

Über die Frage des Vorhandenseins oder Nichtvorhandenseins des Millerschen Atriums hat sich seither noch Justesen (22) geäussert. Er führte seine Untersuchungen an der Lunge des Rindes aus. Bei diesem geht innerhalb des Lobulus der luftleitende Bronchiolus (Bronchiolus simplex) nach Abgabe eines rechtwinklig zur Seite gehenden, mit Alveolen besetzten Seitenzweiges in dicht mit Alveolen besetzte Gänge, Bronchioli respiratorii, über, deren jeder unter dichotomischer Teilung wieder in zwei ziemlich spitzwinklig voneinander abzweigende respiratorische Bronchiolen zweiter Ordnung ausläuft; diese enden „plötzlich je in einer grossen Kavität (Atrium), wovon vier (nicht drei oder

mehr, wie Miller für den Hund, auch nicht sechs bis acht bis zehn, wie Waters für den Menschen angibt) blind endigende, kurze Schläuche (Sacci aërei) ausgehen." Das Atrium beschreibt dieser Forscher als einen Raum von wechselnder Grösse, der „bald wohl ausgesprochen und leicht zu sehen ist," bald „sich nur als eine geringe Anschwellung des Bronchiolus, dann weniger in die Augen springend," findet. Er erachtet es mit Miller als ein wohlausgebildetes Element der Lunge, das eine eigene Benennung verdient und möchte es nicht einfach als die Vereinigungs- oder Ursprungsstelle der letzten Zweige, der Sacci aërei, ansehen. Die Ursprünge dieser sind „oft von Wandstrecken einer gewissen Breite voneinander geschieden, welche man absolut als dem Atrium als solchem zugehörig ansehen muss"; übrigens entstehen diese erst nachträglich durch ein sekundäres Wachstum während des Fötallebens, während vorher eigentlich die ganze Wand des Atriums von den in den Sacci aërei einführenden Löchern eingenommen wird. Die Zugangsöffnungen zu den Luftsäckchen sind verhältnismässig eng; dann erweitern sich die letzteren bedeutend und schliessen mit einem einfachen oder geteilten Fundus ab. Übrigens sind die Atrien beim Rinde bedeutend grösser als die Luftsäckchen und nicht, wie nach Miller beim Hund, nur etwa halb so gross wie diese.

Vergleicht man die jüngere Darstellung Millers, wonach an jedem Alveolengang drei bis sechs Atrien mit je einer Anzahl Luftsäckchen sitzen, mit derjenigen Justesens, nach welcher an jedem Alveolargang ein Atrium mit vier Luftsäckchen sich befinden, vergleicht man ferner die auseinander gehenden Angaben über das Grössenverhältnis zwischen Atrium und Luftsäckchen, so kann man, selbst im Hinblick auf die verschiedenen Objekte — Hund und Rind — den aufkommenden Zweifel an der Identität des Millerschen und Justesenschen Atriums kaum unterdrücken und es fragt sich, ob die Atrien bei allen unseren Haustieren wirklich vorhanden sind oder nicht.

Zur Entscheidung dieser Frage sowie zur Untersuchung des Lungenparenchyms überhaupt, können, abgesehen von der von W. S. Miller angewandten Platten-Rekonstruktionsmethode Borns zwei Wege führen: einmal die mikroskopische Untersuchung der Lufträume: diese wird an geeigneten, möglichst in der Achsenrichtung orientierten Schnitten durch Zuhilfenahme des respirato-

rischen Epithels im Gegensatz zum Gangepithel Aufklärung bringen; sodann namentlich die Prüfung korrodierter Metallausgüsse. Über den Wert dieser Methode hat sich schon Toldt (71, 1888, S. 502) dahin geäussert, dass sich die Verteilung und Anordnung der terminalen Luftwege am besten an Korrosionspräparaten überblicken lasse und dass jeder, der in der Lage sei, sich solche anzufertigen, deren Einsichtnahme nicht versäumen möge. In der Tat konnte ich an den mit der Wickersheimerschen Metallegierung nach der oben geschilderten Technik hergestellten Lungenausgüssen einen guten Überblick über den Stand der Dinge gewinnen, da diese Korrosionspräparate namentlich unter Zuhilfenahme des Stereomikroskopes die einzelnen Abschnitte des Hohlraumsystems in ihrer Form direkt erkennen lassen.

Hinsichtlich des neuen Luftraumes, des Atriums, war es mir nun weder an den Korrosionspräparaten noch an den Schnitten bei irgend einem unserer Haussäugetiere möglich, ihn als einen Luftraum sui generis zu bestätigen. Wenn auch da und dort einmal ein Alveolengang vor seiner Auflösung in die Infundibula eine buchtige Erweiterung zeigte, welche etwa dem „Atrium" Justesens entsprechen könnte, so habe ich doch niemals zwischen jedem Infundibulum und dem Alveolargang, noch auch zwischen mehreren Infundibeln und einem solchen einen oder mehrere kugelige Hohlräume eingeschaltet gesehen, welche für das konstante Vorkommen der Millerschen Atrien sprechen könnten. Auch die zahlreichen wandständigen Infundibeln — für diese ist zwar das Vorhandensein eines Atriums nicht behauptet worden — habe ich den Alveolengängen stets ohne Vermittlung eines kugeligen Hohlraumes aufsitzen sehen.

Es ergeben sich somit für die Benennung der das respiratorische Parenchym ausmachenden Teile die Namen: Bronchioli respiratorii (besser: Brochiola respiratoria), Ductuli alveolares und Infundibula. In neuerer Zeit sind nun vielfach Stimmen laut geworden, welche eine Ausmerzung der letztgenannten Bezeichnung verlangen. Wenn man eine besondere Benennung der seitlichen und terminalen Endverzweigungen der Alveolengänge für überflüssig erachtet, wie dies in den B. N. A. bereits geschehen ist, so kann man sich diesem Bestreben wohl anschliessen, denn

es ist wahr, was auch Laguesse und d'Hardiviller (31) sagen, dass die kurzen, blinden Enden der Alveolengänge durchaus nicht immer eine charakteristische Trichterform aufweisen, namentlich nicht bei mittlerem, wohl aber bei maximalem Inspirationszustand der Lungen. Will man aber den Ausdruck „Infundibulum“ eliminieren, weil er auf einer unrichtigen Vorstellung beruhe oder zu einer solchen Veranlassung gebe, und will man ihn durch einen andern, wie Endbläschen, Luftsäckchen, Sacculus alveolaris und dergleichen mehr ersetzen, so kann man diesem Vorgehen nicht direkt Beifall zollen. Wir müssen zwar zugeben, dass Rossignol seinem „Infundibulum“ eine zu hohe Bedeutung beigemessen hat; dennoch besteht in der Tat kein zwingender Anlass zu einer unrichtigen Vorstellung, welche mit dem Namen „Infundibulum“ verbunden sein soll; hat ja doch auch ein guter Kenner der Verhältnisse, F. E. Schulze, an der Bezeichnung der „seitlichen und terminalen Endausläufer der Alveolengänge“ durch den Namen „Infundibula“ nicht den geringsten Anstoss genommen. Ausserdem ist die klassische Arbeit Rossignols wohl wert, ausser durch die „Alveolen“ auch noch durch die „Infundibula“ einen Denkstein in der Geschichte der Lungenforschung zu erhalten; man wird die kleine Ungenauigkeit, welche in der Formbezeichnung „Infundibulum“ liegt, dem Schöpfer dieses Namens um so eher verzeihen können, wenn man in Erwägung zieht, dass er seine schönen Untersuchungen an gut aufgeblasenen Lungen gemacht hat, und man wird dann davon Abstand nehmen, die Bezeichnung „Infundibulum“ mit einer anderen zu vertauschen.

Die Art und Weise, in welcher sich die Gruppierung der respiratorischen Bronchiolen und Alveolengänge gestaltet, lässt sich wohl nirgends besser studieren, als an der Hand von korrodierten Lungenausgüssen, namentlich, wenn man unter Zuhilfenahme des stereoskopischen Mikroskops die grösseren Läppchen mittels feiner Pinzetten sorgfältig in kleinere Teile zerlegt. Man kann sich dann von der Richtigkeit der Rossignolschen Angaben (S. 36) überzeugen, welche dahingehen: „La distribution des tubes aériens dans le lobule pulmonaire, quoique très variée, est soumise cependant à une loi constante; c'est que chacun d'eux, avec toutes les ramifications qui en proviennent et les infundibulums qui les terminent, est déstiné à former une partie

distincte de son parenchyme, une sorte de petit lobule contenu dans le premier et n'ayant aucune communication directe avec lui, comme il est facile de s'en assurer." — Dieser „petit lobule" ist nichts anderes als das „primäre Lungenläppchen", oder wie Rindfleisch (55, S. 348) will, der „Lungenacinus".

Bevor ich auf die Bedeutung des „primären Lungenläppchens" näher eingehe, möchte ich auf die Widersprüche hinweisen, welche sich bezüglich dieses Begriffes in der Literatur finden Die einen verstehen darunter die Gesamtheit der aus dem Bronchiolus respiratorius entstehenden Alveolengänge und Infundibula, während die anderen die „Infundibula" allein als die primären Lungenläppchen bezeichnen. Die Erklärung zu dieser auseinander gehenden Auffassung liegt darin, dass man die unrichtig aufgefassten Rossignolschen „Infundibula" als primäre Lungenläppchen bezeichnete (Kölliker) und diese letztere Bezeichnung nun auch auf die wirklichen „Infundibula" im Sinne Rossignols übertrug. Ein Vergleich der beiden in Freys Histologie (11, 4. Auflage, 1874, S. 462) von F. E. Schulze und von Kölliker stammenden Abbildungen zusammen mit dem dortigen Texte wird die Richtigkeit meiner Behauptung ohne weiteres beweisen.

Die Bedeutung des „primären Lungenläppchens" anlangend — Sussdorf nennt dasselbe „Primärläppchen" (65, S. 511) — drückt sich Rindfleisch (l. c.) dahin aus, es bilde „eine weit konstantere Einheit der Lungenstruktur als der Lungenlobulus. Konstant nämlich, was die Grössenverhältnisse betrifft."

Auch Testut lässt, wie Merkel (39) berichtet, die letzten Zweige der intralobulären Bronchien mit Laguesse und d'Hardiviller in „Acini" endigen. Die letztgenannten Autoren (31) kommen zu dem Schlusse: „que chaque bronche donne à son extrémité par une série de bifurcations un bouquet de caneaux alvéolaires allongés, très ramifiés et très enchevêtres, l'ensemble de ce bouquet (système de conduits alvéolaires Schulze) formant l'acinus de Rindfleisch et de Chargot. Ce bouquet est dans notre acinus plus complexe encore que celui figuré par Schulze."

Das primäre Lungenläppchen — diese Bezeichnung ist derjenigen „Lungenacinus" entschieden vorzuziehen — ist in der Tat eine anatomische Einheit; es findet sich übereinstimmend

bei allen unseren Haussäugetieren (s. Tafel I, Fig. 5). Wenn es regelmässig gebildet ist, wie z. B. die unter der Pleura gelegenen, so hat es ungefähr die Form einer mehrkantigen Pyramide, deren Spitze — der respiratorische Bronchiolus — annähernd senkrecht über der ca. 1—3 qmm messenden Basis liegt, und es ändert seine Form je nach der Lage der Spitze. Dass auch die Basis in Form und Grösse variieren kann, ist selbstverständlich. An der Lungenoberfläche rufen die die einzelnen Primärläppchen verbindenden, feinen Bindegewebszüge eine mehr oder weniger deutliche Felderung hervor. An den Lungen des Rindes und Schweines verbinden sich die primären Läppchen zu grösseren, deutlich erkennbaren sogenannten Sekundärläppchen, während bei den übrigen Haussäugetieren die sekundäre Läppchenbildung nur unvollkommen ist oder auch ganz fehlt.

Was die Verzweigung der Luftgänge innerhalb des Primärläppchens anbetrifft, so sieht man den Bronchiolus respiratorius sich in gewöhnlich zwei Alveolengänge teilen. Diese verzweigen sich wieder, zeigen seitlich kurze, blind endigende, mit Alveolen dicht besetzte Säckchen — parietale Infundibeln — und lösen sich am Ende in eine Anzahl — zwei bis fünf — solcher — terminale Infundibeln — auf. Unterschiede lassen sich — und darauf hat zum Teil auch schon Rossignol hingewiesen — an den Lungen unserer Haussäugetiere insofern feststellen, als das Rind die kürzesten und am wenigsten verzweigten Alveolengänge besitzt; Pferd, Schwein und Katze weisen etwas längere Alveolengänge auf; diejenigen der kleinen Wiederkäuer und namentlich des Hundes sind die längsten, indem bei diesen Tieren der Alveolengang sich nicht selten dreimal verzweigt, weshalb das korrodierte Primärläppchen ein buschigeres Aussehen erhält. Die Angabe Justesens (22, S. 643), welcher beim Ochsen die Alveolen „mit einem Schlage über die ganze Wand verbreitet" findet, kann ich nicht bestätigen. Ich fand vielmehr, ebenso wie Martin (36, Bd. I, S. 437), welcher in Fig. 333 einen Bronchiolus respiratorius aus der Lunge des Rindes abbildet, dass an den Bronchiolen dieses Tieres die Alveolen anfangs auch vereinzelt auftreten.

Man hat schon viel darüber gestritten, welchem Teilungsprinzip die terminalen Luftgänge huldigen. In neuester Zeit ist es namentlich d'Hardiviller, welcher dem monopodischem Ver-

zweigungsmodus das Wort redet, während Justesen die Lehre der strengen Dichotomie vertritt. Nach ihm nimmt die Dichotomie nur durch ungleiches Wachstum der Schwesterzweige, sowie durch successive Verschiebungen der Teilungsachsen das Aussehen der Monopodie an. Diese Art des Wachstums wird in der Botanik Sympodie genannt.

Nach meinen Untersuchungen ist der Teilungsmodus der terminalen Lufträume keinem bestimmten Gesetze unterworfen. Die Dichotomie findet sich zwar sehr gewöhnlich; daneben beobachtet man aber auch nicht zu selten das Vorkommen durchaus ungleichwertiger Zweige, welche von einem Stamme ihre Entstehung nehmen, indem es z. B. Läppchen gibt, welche in der Mitte einen Alveolengang als Achse besitzen, von dem dann die übrigen Alveolengänge senkrecht abzweigen, ähnlich wie die Äste einer Tanne. Es ist nicht zu verkennen, dass die Raumverhältnisse den Teilungsmodus beeinflussen. Das einzige strenge Gesetz aber, welchem die Verzweigung der terminalen Lufträume unterworfen zu sein scheint, ist das offensichtliche Bestreben der bestmöglichen Raumausnützung.

Das respiratorische Epithel.

Der Zweck der Lunge, den Gasaustausch zwischen Blut und Atmungsluft zu bewerkstelligen, erfordert es, dass die trennende Wand zwischen den austauschenden Medien eine möglichst dünne ist. Diese Scheidewand wird dargestellt durch die Wand der Kapillargefässe, die Grundmembran der Alveolen und durch das lange Zeit unbekannt gebliebene respiratorische Epithel. Eberth und sein Schüler Elenz waren die ersten, welche die epitheliale Auskleidung des respiratorischen Parenchyms an Säugetierlungen mit genügender Klarheit beschrieben haben und Kölliker (25) hat die Verhältnisse beim Menschen zuerst klargelegt. Seitdem nun durch diese bahnbrechenden Untersuchungen die Kenntnis des respiratorischen Epithels wissenschaftliches Gemeingut geworden ist, gewinnt man aus manchen Arbeiten, die sich mit dem feineren Aufbau der Lunge befassen, den Eindruck, als ob dieses Epithel ohne Anwendung besonderer, sehr diffiziler Hilfsmittel zu sehen sei. Es scheint ganz in Vergessenheit geraten zu sein, dass unsere besten Histologen die grösste Mühe

hatten, dasselbe an Schnitten aus mit Silbernitrat gefüllten Lungen zur Anschauung zu bringen. Die Schwierigkeit der Darstellung dieser Epithelien aber besteht meiner Meinung nach heute noch so gut wie ehedem. Man sollte zwar meinen, dass der Nachweis der einen Epithelzellart, der „kleinen, kernhaltigen, platten, rundlich polygonalen Zellen" (Kölliker [25]), nicht so schwierig ist, wie derjenige der „grösseren, mannigfach geformten, anscheinend kernlosen, ganz dünnen Platten," welche die andere Art der epithelialen Auskleidung darstellen. Dies ist jedoch nicht der Fall. Denn an Schnitten, welche mit dem Gefriermikrotom hergestellt und nach einer Kernfärbung (mit Boraxkarmin oder Hämalaun) in physiologischer Kochsalzlösung oder Glyzerin untersucht wurden, liessen sich eben so schwer wie an Balsampräparaten, die mit den verschiedensten Farbstoffen gefärbt waren, die Epithelien der Alveolen nachweisen. Man kann Hunderte von Alveolendurchschnitten durchsuchen, bis man einmal eine mit einem kleinen runden Kern ausgestattete Zelle findet, welche der Membrana propria aufsitzend ins Lumen des Alveols hineinragt und sich dadurch als Epithelzelle dokumentiert. Und dann muss man sich noch die Frage vorlegen, ob man sich nicht durch die Endothelzelle einer gegen das Lumen des Alveolus vorspringenden Kapillarschlinge hat täuschen lassen. An Flächenbildern der Alveolenwand ist es sehr schwer, um nicht zu sagen unmöglich, unter den vielen Zellen, welche man da zu Gesicht bekommt, eine Zelle zweifellos als Epithelzelle anzusprechen. Man sieht nur den Kern, den Kontur des Zelleibs jedoch sieht man nicht. Wenn man daher bei hoher Einstellung des Tubus eine Zelle ins Auge fasst, die man für eine Epithelzelle halten möchte, so ist man bei der Feinheit, Durchsichtigkeit und Strukturlosigkeit der Membrana propria nicht imstande, bestimmt zu sagen, ob die Zelle auf oder unter der Alveolarmembran liegt. Ähnlich verhält es sich mit einer Zelle, welche unter dem Alveolarseptum liegt. Man kann durch Heben und Senken des Tubus wohl konstatieren, dass über der fraglichen Zelle eine Kapillare oder eine elastische Faser hinweg zieht, dass sie also der Membrana propria des darunterliegenden Alveols anliegen muss; entscheiden aber, ob sie ihr innen oder aussen aufliegt, mit anderen Worten, ob es eine Epithelzelle ist oder eine andere, z. B. Bindegewebszelle, das können wir nicht.

Es wird daher in den Lehrbüchern der mikroskopischen Anatomie mit Recht darauf hingewiesen, dass die Darstellung des respiratorischen Epithels sehr schwierig ist. So betont Toldt (71): „Die Epithelbekleidung der terminalen Lufträume kann nur nach Imprägnierung mit Silbersalpeter (Injektion durch die Bronchien) deutlich zur Ansicht gebracht werden."

Auch v. Ebner (8) bemerkt: „Das Epithel der Alveolen bei den Säugetieren ist ohne Anwendung des Silbernitrats nur schwer und unvollständig zu sehen, da auch bei guten Färbungen mit Eosin usw. die unterliegenden kapillaren Blutgefässe und die feinen elastischen Fäserchen in der Grundhaut der Alveolen die Konturen der Epithelzellen nur undeutlich hervortreten lassen. Namentlich sind die durchsichtigen kernlosen, sehr dünnen grossen Epithelplatten schwer zu erkennen, und es ist daher begreiflich, dass Henle noch 1866 den Lungenbläschen jede Epithelbekleidung absprechen konnte."

Angesichts dieser Schwierigkeiten, welche sich bei der Forschung nach der epithelialen Auskleidung der Alveolen in den Weg legen, ist es beinahe unverständlich, wie Hansemann (14) schreiben kann: „Auch in einer anderen Beziehung hat sich meine Kenntnis von den Alveolenporen erweitert. An günstigen Objekten kann man zeigen, dass, wie ich es früher vermutete, die Epithelien durch die Poren hindurch miteinander in Verbindung stehen. Zuweilen sind es nur Protoplasmafortsätze, die den scharfen Rand der Pore bekleiden, zuweilen liegt aber auch der Kern einer Epithelzelle auf der Kante des Randes."

Das müssen schon ganz besonders günstige Objekte gewesen sein, an denen man das alles sehen kann!

Wenn nun schon der Nachweis der kernhaltigen Epithelzelle auf solche Schwierigkeiten stösst, so darf man sich nicht wundern, wenn die Erkennung der kernlosen, platten Epithelzelle ohne Anwendung besonderer Hilfsmittel unmöglich ist, da an ihr weder eine Struktur, noch ein Kontur zu erkennen ist, welche ihren Platz verraten könnten. Der Nachweis ihres Vorhandenseins gelingt nur mit Hilfe der Silbernitratinjektion, wodurch ihr Kontur zum Vorschein kommt und zwar in Form eines weitmaschigen Netzes dunkelbrauner, mehr oder weniger gewundener Linien. An den Vereinigungspunkten der Grenzen mehrerer kern-

losen Platten, also den Knotenpunkten jenes Liniennetzes, sieht man kleine, polygonale, dunkelbraun gefärbte Zellen, einzeln, meist aber zu mehreren beieinander liegen, welche den kernhaltigen Zelltypus der Alveolenauskleidung repräsentieren.

Bei der Deutung der den Kontur der platten, kernlosen Epithelien darstellenden Linien wurde ich durch folgende Beobachtung zu besonderer Vorsicht gemahnt. An der mit Silbernitrat gefüllten Lunge eines 23 Tage alten Hundes fand ich nämlich auch die Endothelzellgrenzen und Stomata grösserer Gefässe versilbert, was offenbar auf eine Durchtränkung des Gewebes mit der Silberlösung zurückzuführen ist. Es ist klar, dass auch eine Versilberung der Endothelien der die Alveolen umgebenden Blutkapillaren eintreten und diese zu Täuschungen und Trugbildern Veranlassung geben könnte.

Wie fast allgemein angenommen wird, sind jene grossen, kernlosen, platten Epithelien eine Eigentümlichkeit der atmenden Lunge, und über ihre Entstehung besteht, wie Elenz und Kölliker (25) glauben, die Wahrscheinlichkeit, dass sie durch Verschmelzung kernhaltiger Pflasterzellen zustande kommt. „Beim Fötus," schreibt v. Ebner (8), „und bei Kindern, die noch nicht geatmet haben, sind nur einerlei Zellen vorhanden und zwar fehlen die charakteristischen, grossen, hellen Platten, was indessen von Sedgwdik Minot (im Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte S. 808) in Abrede gestellt wird." Wie Sussdorf (65) angibt, hat Stieda diese platten Epithelien auch bei Schafembryonen nachgewiesen. Um über ihr Vorkommen bei Tieren, die noch nicht geatmet haben, einen Aufschluss zu erhalten, untersuchte ich Präparate aus der histologischen Sammlung des anatomischen Instituts, sowie solche, die mir Herr Prosektor Dr. Fritz bereitwilligst zur Verfügung gestellt hatte, und selbst angefertigte. Dabei fand ich, dass beim Katzenfötus von 9 cm Nacken-Steisslänge und bei einem jüngeren Kalbsfötus die Auskleidung der Alveolen aus kleinen, kubischen, kernhaltigen Zellen bestand, wie sie für fötale Lungen allgemein beschrieben werden. An der Lunge eines totgeborenen Fohlens und an derjenigen eines 230 Tage alten Kalbsfötus, sowie eines totgeborenen Kalbes dagegen liess sich der kontinuierliche kubische Epithelbelag nicht nachweisen. Die Verhältnisse lagen vielmehr so, dass die kleinen, kernhaltigen, ziemlich zahlreichen Epithelzellen zwischen sich

Lücken zeigten, welche, wie man vermuten darf, mit den grossen, kernlosen Platten ausgefüllt waren.

Nach diesen Befunden kann man wohl nicht den Vorgang der Respiration allein für das Zustandekommen der platten Epithelzellen verantwortlich machen; es muss vielmehr schon eine intrauterine Entstehung dieser Epithelien angenommen werden, welche in das Ende der Fötalperiode fallen dürfte.

Die Membrana propria der Alveolen.

Bei der Feinheit und Zartheit der Alveolarwand darf es nicht wundernehmen, wenn über ihren Bau, insbesondere über die Natur der Membrana propria die Meinungen noch geteilt sind

So beschreibt sie F. E. Schulze (59) wie folgt: „Die Alveolarwand hat zur Grundlage eine helle, fast strukturlose, hie und da, besonders an dickeren Partien deutlich faserige Bindegewebslage, in welcher sparsam und zerstreut länglichovale Bindegewebskerne ohne bemerkbaren körnigen Hof vorkommen.“ (Henle, 1873. Eingeweidelehre, S. 292. Kommunikat. 291.)

Nach Toldt (71) ist die „Membrana propria in den Alveolengängen leicht streifig, in den Alveolen selbst völlig strukturlos.“

Böhm und v. Davidoff (5) sagen nur: „Die Basalmembran des Epithels der Luftwege wird allmählich dünner und ist in der Region des Infundibulums kaum mehr wahrzunehmen.“

Szymonowicz (69) nennt sie eine dünne, strukturlose Basalmembran.

Ellenberger und Günther (9) beschreiben sie als „ein dünnes, strukturloses Häutchen, in welches zahlreiche elastische Fasern und Kapillarschlingen eingelagert sind.“

v. Ebner (8) sagt von ihr, sie sei „ein dünnes Häutchen, das man als Fortsetzung der Faserhaut samt der Schleimhaut der Bronchien betrachten kann.“

Lesbre (33) bezeichnet sie als „une mince membrane conjunctive supportant le réseau capillaire de l'hématose et doublée extérieurement de très nombreuses fibres élastiques.“

Stöhr (61) schreibt ihr eine leichte Streifung zu und ihm schliesst sich Linser (34) an.

Diesen Anschauungen über die Beschaffenheit der Membrana propria gegenüber hat Sussdorf (65) sie „als eine elastische Haut

aufgefasst, weil es mir," wie er sagt, „an keinem der untersuchten und in verschiedenster Weise behandelten Präparate möglich war, dort, wo die die Alveolarwand gut im Querschnitt getroffen, einwärts von dem Epithelium irgend eine andere Gewebsform aufzufinden, als eben die elastische. Jederzeit präsentierte sie sich als eine einen meist ganz regelmässigen Ring bildende, glänzende, scharf konturierte, in ihrer äusseren Konturlinie häufig sich verzweigende Membran. Dass dieselbe nicht ganz kontinuierlich zu sein braucht und somit an ihre Stelle die bindegewebige Grundlage des die Alveolarwand bedeckenden Gewebes treten kann, ist eine in der Natur der elastischen Häute überhaupt gelegene Eigentümlichkeit."

Wenn es sich nun um die Untersuchung feiner Strukturverhältnisse der Lunge handelt, verdienen Präparate, welche höchstens mit einem Kernfarbstoff gefärbt und in physiologischer Kochsalzlösung oder Glyzerin eingebettet sind, vor tingierten Balsampräparaten entschieden den Vorzug. Die vorbereitende Behandlung der letzteren bedingt nicht nur eine höchst unwillkommene Schrumpfung des Objektes, welche die Elemente der Alveolarsepten bis zur Unkenntlichkeit ihrer natürlichen Anordnung zusammenrücken lässt, sondern auch eine derartige Aufhellung einzelner Gewebselemente, dass sie kaum mehr sicher diagnostiziert werden können. Die Ausgleichung der Lichtbrechungskoëffizienten macht sich ganz besonders lästig gegenüber den elastischen Elementen der Lunge, welche im Balsampräparat, wenn ungefärbt, so gut wie ganz verschwinden; hier muss an die Stelle der Balsam- die Glyzerineinbettung treten, wenn man nicht gar die Untersuchung in physiologischer Kochsalzlösung vorziehen will.

An solchen Präparaten sieht man die innere Umgrenzung der genau senkrecht getroffenen Alveolarwand ohne Vermittlung irgend welcher anderen Substanz als etwa gelegentlich einmal einer ganz niedrigen, kernhaltigen Epithelzelle von einer feinsten, doppelt konturierten, stark lichtbrechenden Linie erstellt, welche man als die Membrana propria ansprechen muss. Nicht eben selten kann man sich davon überzeugen, dass von dieser feinen Linie aus eine andere, gleich geeigenschaftete abzweigt, welche dann entweder in der Interalveolarsubstanz nach längerem oder kürzerem Verlauf endet, oder die ganze Breite des Alveolen-

septum durchsetzend mit der Membrana propria des Nachbaralveols in Verbindung tritt.

Auch an Balsampräparaten, an welchen die elastischen Fasern nach der Weigertschen Methode und die Zellkerne mit Boraxkarmin gefärbt sind, erscheint als innere Begrenzung des Alveolarraums unter der gleichen Bedingung, d. h. wenn die Alveolarwand gut im Querschnitt getroffen, eine dunkelblau gefärbte Linie, welche sich gegebenenfalls von Alveolarmembran zu Alveolarmembran hinbegibt und mit anderen Fasern ihrer Art in der Interalveolarsubstanz zusammenhängt. Auch die physiologische Aufgabe der Alveolen in ihrer mit der Ventilation der Lunge ex- und inspiratorisch wechselnden Weite fordert das Vorhandensein einer elastischen Grundmembran.

Nach ihrer optischen Erscheinungsweise und ihrem färberischen Verhalten gegenüber der Weigertschen und Unnaschen Färbemethode kann über die elastische Natur dieser Substanz ein Zweifel nicht aufkommen. Und doch, so wird man zunächst einzuwenden berechtigt sein, muss es auffallen, dass nicht alle Alveolarräume von diesem glänzenden Ring umkreist erscheinen und dass, wenn er auch hier oder dort vorhanden, so doch nicht immer in ununterbrochener Kontinuität den Alveolarraum umgreift. Zur Aufklärung dieser Tatsache wird man auf eine Beobachtung zurückgreifen können, die jedem aufmerksamen Beobachter hinlänglich bekannt ist. Die glatt abgeschnittene klare Glasscheibe, etwa ein unbeschliffener Objektträger, bietet nur in der reinen Kantenansicht den glänzenden Reflex des spiegelnden Glases; die geringste Neigung und Schiefstellung derselben lässt ihn sofort verschwinden und die durchsichtige, ungetrübte Flächenansicht zum Vorschein kommen. Das gleiche Verhalten zeigen mutatis mutandis die mehrblätterigen Sehnen- und platten Bindegewebszellen; im Flächenbild vollkommen durchsichtig, bieten sie in der Kantenansicht bezw. dort, wo der Hauptplatte die zwischen zwei Sehnenfasern senkrecht in die Tiefe ziehende Nebenplatte aufsitzt, den glänzenden Reflex der spiegelnden Glasscheibenkante dar. Dieser aus den rein optischen Erscheinungen der elastischen Substanz entspringenden Auffassung von der Alveolarmembran als einem in ihrer Grundlage durchaus homogenen, rein elastischen Häutchen widerspricht auch die Tatsache nicht, dass die in ihrer Flächenansicht uns entgegentretende Alveolarwand etwa der Kugel-

kappe eines Alveols in dem nach Weigert gefärbten Präparat im Gegensatz zu dem tiefer blau erscheinenden Umfassungsringe nicht auch blaugefärbt sich präsentiert. Diese Erscheinung ist offenbar so zu erklären, dass die Färbung der äusserst zarten Membran zu schwach ist, als dass sie unter dem Mikroskop selbst bei geringer Vergrösserung zu sehen wäre. Auch an anderen elastischen Häuten tierischer Teile, deren elastische Natur keinem Zweifel unterliegt, zeigt sich das gleiche Bild. So präsentiert sich die Tunica elastica Intimae der feinsten Arterien nur in gut geführten, genau senkrecht zum Gefäss stehenden Querschnitt als eine feine, nach Weigert tiefblau gefärbte Linie welligen Verlaufes. Ist das Gefäss jedoch schief getroffen, so scheint sie verschwunden. Man sieht nur elastische Fasern und quer dazu verlaufende Muskelzellen; von einer diffusen Blaufärbung aber, wie man sie erwarten könnte, sieht man nichts. Ein weiteres Analogon haben wir im Sarkolemma. Dieses ist nach Sussdorf (64) „eine elastische Scheide von sehr geringer Dicke und ganz homogenem Aussehen; von der Fläche gesehen, erzeugt es deshalb wie reines Spiegelglas gar keinen Lichteffekt, am Rande der Faser erscheint es gewissermassen im optischen Durchschnitt als scharfe, dunkle Linie, die sich durch deutlichen Kontur von der Umgebung, etwas weniger markant von dem Inhalte abhebt.“

Hiernach darf die Grundmembran der Alveolarwand als eine durchaus homogene elastische Membran angesprochen werden; morphologische und physiologische Tatsachen bezw. Gründe drängen uns darauf hin. Alles, was über ihre Struktur als Faserung oder Körnelung gesehen und geschrieben worden ist, bezieht sich auf die durch sie unvermittelt und ungetrübt erkennbaren, geformten Elemente der interalveolären Substanz.

Das elastische Stroma und die glatte Muskulatur des Lungenparenchyms.

Bei der Atmung erfährt der Luftraum der Lungen eine abwechselnde Vergrösserung und Verkleinerung. Die Lungen müssen daher, um diesen Anforderungen gerecht werden zu können, eine grosse Dehnbarkeit und vollkommene Elastizität besitzen. Die materielle Grundlage für diese beiden Eigenschaften bildet ein solides, elastisches Gerüst. Dieses nun hat bisher in den Lehrbüchern der Histologie zwar eine allgemeine

Beschreibung gefunden. „Die elastischen Fasern," so schreiben Ellenberger und Günther (9), „umspinnen die Alveolen unter häufiger Teilung in allen Richtungen und verflechten sich an der Eingangsöffnung zu einem starken Ringe." Eingehendere Untersuchungen jedoch, welche den hohen Wert dieser Gewebsart für die Funktion der Lungen gebührend würdigten, fehlen bei unseren Haustieren wenigstens. Über den Bau der elastischen Fasern in der Lunge des Menschen hat Linser (34) einen Aufsatz veröffentlicht, in welchem er auch desjenigen einiger Tiere (s. o.) Erwähnung tut, ohne sich jedoch auf Einzelheiten einzulassen.

Will man sich über die Stärke und Zahl der elastischen Fasern vergleichender Weise ein Bild machen und Aufschluss verschaffen, so muss man verschiedene Umstände berücksichtigen, denn das die Alveolen umspinnende elastische Gewebe zeigt je nach dem Dehnungszustand der Lunge eine andere Beschaffenheit. So sehen wir die elastischen Fasern in der stark ausgedehnten Lunge den gespannten Netzfäden eines Ballons vergleichbar in mehr geradlinigen Bogen verlaufen, während sie bei der retrahierten Lunge einen welligen Verlauf zeigen. Die gespannten Fasern werden naturgemäss dünner erscheinen müssen, während die geschlängelten dicker sind. Jene scheinen weniger zahlreich wie diese. Die Jugend der Tiere bedingt insofern einige Unterschiede, als bei jungen Individuen die elastischen Elemente weniger entwickelt sind als bei älteren. Dieser Unterschied gilt jedoch, wie Linser (34) angibt, nur für die ersten Lebenswochen.

Die Anordnung der die Wand der terminalen Lufträume erstellenden Gewebe gestaltet sich im allgemeinen derart, dass unter dem Epithel, welches die oben beschriebene Membrana propria zur Unterlage hat, eine ganz zarte, längsverlaufende elastische Faserschicht gelegen ist. In den respiratorischen Bronchiolen und den Alveolargängen ist, wie Toldt (71) mitteilt, „deren Basis (Eingangsebene) durch einen kreisförmigen Zug dicht verfilzter elastischer Fasern gestützt, und von diesem zweigen sich einzelne dünne, gabelig verästelte Fäserchen ab, um über die ganze Wandung der Alveolen ein zartes Maschenwerk zu bilden. Ganz übereinstimmend verhalten sich die elastischen Fasernetze an den Alveolen, welche dicht aneinander gereiht die Wandungen der Endsäckchen zusammensetzen. Eine jede

derselben ist an ihrem Eingang von dem gemeinschaftlichen Hohlraum her durch einen dichteren Zug elastischer Fasern umkreist, während an ihren Seitenteilen und an ihrem Grund einzelne, verzweigte Fäserchen ein weitmaschiges Netzwerk herstellen. Man kann sich von dieser Anordnung leicht überzeugen, wenn man zu einem aus frischem Lungengewebe hergestellten Zupfpräparat Essigsäure oder noch besser verdünnte Natronlauge zusetzt. Es ist indessen zu bemerken, dass die Wandungen benachbarter Alveolen ganz gewöhnlich an den einander zugewandten Seitenteilen unter sich verschmelzen und daher ihre Lichtungen nur durch eine einfache Wandschichte (Alveolenseptum Fr. E. Schulze) getrennt sind. An erwachsenen Individuen und insbesondere im höheren Alter kommt es sehr häufig zu einem mehr oder weniger ausgebreiteten Schwund dieser Scheidewände, so dass die Räumlichkeiten benachbarter Alveolen teilweise ineinander fliessen."

So wie sie hier geschildert sind, gestalten sich die Verhältnisse auch bei unseren Haussäugetieren. Die elastischen Fasern, welche keine Regelmässigkeit in ihrer Anordnung erkennen lassen, variieren jedoch bei den einzelnen Tieren an Zahl sowie an Dicke. Im Hinblick auf die grossen Anforderungen, welche an die Lunge des Pferdes gestellt werden, könnte man bei diesem Tiere ein sehr kräftiges elastisches Stroma vermuten. Nicht mit Unrecht schreibt daher auch Linser (34): „Das Pferd, ein älteres, vorwiegend zum schweren Zug verwendetes Tier, entsprach nicht ganz den Erwartungen, indem das elastische Gewebe hier nur ungefähr die Mächtigkeit des bei der Kuh geschilderten hat. Die Fasern im Stroma sind recht derb, dafür jedoch nicht so dicht angeordnet, was man auch daran erkennen kann, dass sie nur auf kurze Entfernungen zu verfolgen sind." Ich fand die Fasern nicht so dick wie beim Rinde; die derbsten hatten einen Durchmesser von 3,5 bis 4 μ. An Dichtigkeit stehen sie jedoch denjenigen des Rindes wenig nach.

Das elastische Stroma der Lunge des Rindes weist sowohl die dicksten (5 μ und darüber) als die zahlreichsten Fasern auf. Die Anordnung derselben lässt ebensowenig wie bei anderen Tieren eine Regelmässigkeit erkennen. An verschiedenen, nach der Weigertschen Methode 24 Stunden lang gefärbten, ziemlich dicken Schnitten, an denen die Kapillargefässnetze als bläuliche

Schatten erkennbar waren, liess sich eine enge Anlehnung vieler elastischer Fasern an die Kapillaren feststellen, so zwar, dass die Fasern in den gleichen Windungen verliefen, wie die Kapillaren.

Eine bedeutend feinere Faser, die nur 2 μ stark ist, erstellt das elastische Stroma der Lunge des Schafes; namentlich vermisst man bei diesem Tiere auch die kräftigen Faserringe um die Mündung (Basis) der Alveolen, welche hier, wie wir weiter unten sehen werden, durch Ringe glatter Muskelfasern ersetzt werden. Dasjenige der Ziege ist etwas derber, indem hier die Fasern eine Dicke von 3 μ erreichen und auch zahlreicher sind.

Das Schwein weist ein demjenigen des Pferdes ähnliches elastisches Gerüst auf. Die Hauptfasern, deren Dicke sich auf 4 bis 4,5 μ beläuft, sind eher noch etwas derber, als wir sie beim Pferde sehen. Die Faserverzweigung dagegen ist nicht so stark, weshalb das Netz, das die elastischen Fasern bilden, etwas weitermaschig erscheint.

Beim Hunde lässt das elastische Stroma des Lungenparenchyms einen ähnlichen Bau erkennen, wie wir ihn beim Schafe sehen. Die kräftigsten Fasern sind 3 μ stark; sie sind sehr zahlreich und zeigen eine reiche Verzweigung.

Das zierlichste elastische Fasernetz umspinnt die Alveolen der Katze; die starken Fasern sind ungefähr ebenso dick wie beim Hunde; die abzweigenden Fasern dagegen sind bedeutend feiner und erstellen ein sehr engmaschiges Netz.

Ausser durch dieses elastische Stroma wird die Wand der feinsten Luftwege noch durch glatte Muskelfasern erstellt. Dass ring- oder halbringförmige Züge glatter Muskelzellen die Bronchiolen umgeben, haben wir schon oben gesehen. Aber auch die respiratorischen Bronchiolen, sowie die Alveolargänge zeigen Muskelfasern in ihrer Wand. So beschreibt Rindfleisch (54) dies Vorkommnis beim Menschen, indem er sphinkterenartige Ringe an der Mündung der Alveolen findet, welche diese umkreisen und in Form schleifenförmiger Faserzüge auf das Infundibulum ausstrahlen.

Sussdorf (67) hat sich beim Rinde schon früher von einer ähnlichen Einrichtung überzeugen zu können geglaubt. Er schreibt: „An den Stellen jedoch, wo sich auf die Infundibula die Alveolen selbst mit ihrer etwas verengten Mündung aufsetzen,

erscheinen in Querschnitten durch die hier zusammenstossenden Infundibular- und Alveolarwandungen in dem von beiden gebildeten Winkel rundlich-ovale, zuweilen an einer Seite scharf zugespitzte Zellen mit deutlichem, die Zelle fast ganz ausfüllendem Kern, dessen Grösse ungefähr der Dicke jener Muskelzellenkerne gleichkommt. Dies Bild liesse vielleicht darauf schliessen, dass auch rings um die Mündungen der Alveolen glatte Muskelfasern nach Art der Sphinkteren herumlaufen."

Kölliker (25) findet beim Menschen ebenfalls eine solche Einrichtung. „Mit Leichtigkeit," so schreibt er, „liessen alle Alveolengänge zarte Züge glatter Muskelfasern in ihrer Wand erkennen, die vorwiegend zirkulär verliefen und ausserdem am Eingange einer jeden wandständigen Alveole und eines Infundibulum einen Ring bildeten, der wie ein Schliessmuskel erschien."

Ähnliche Bilder wie die bisher beschriebenen fand ich auch an den Lungen der von mir untersuchten Tiere. Den bestausgeprägten Schliessapparat fand ich an der Lunge der Katze und namentlich des Schafes. Hierselbst lassen sich Muskelringe von beträchtlicher Stärke an der Mündung von Alveolen erkennen (s. Taf. I, Fig. 3 m), welche, wie ich an Serienschnitten feststellen konnte, in Alveolgänge oder respiratorische Bronchiolen einmünden. Man sieht die verschiedensten Bilder: hier ein vollkommen geschlossener Muskelring, dort nur Teile eines solchen; dann sieht man langgezogene Achtertouren, ein anderesmal ist das Lumen nur ein schmaler Spalt. Trifft man einen Alveolengang in der Längsrichtung, so sieht man im Querschnitt getroffene Alveolen, deren Septen an der Einmündungsstelle eine kolbige Auftreibung zeigen. Diese ist bedingt durch einige querdurchschnittene glatte Muskelzellen, welche sich als solche dadurch manifestieren, dass sie in einem kleinen mit der Giesonschen Farbe gelbgefärbten Zelleib einen im Verhältnis zur Zelle grossen runden Kern zeigen. Zwischen den Muskelzellen dieser Ringe liegen noch feine elastische Fäserchen, wie man an mit Orceïn gefärbten oder nach der Weigertschen Methode behandelten Schnitten sehen kann.

Ob die glatten Muskelfasern sich bis in die Alveolarsepten fortsetzen, ist eine bis heute noch nicht entschiedene Frage. „Dafür sind," wie Sussdorf (65) berichtet, „Gerlach, Moleschott, Colberg, Hirschmann und Pisoborme eingetreten;

dagegen haben sich unter anderen F. E. Schulze, Frey, Henle, Kölliker und Toldt ausgesprochen. Für unsere Haustiere kann ich mich den letzteren Forschern mit der Einschränkung anschliessen, dass glatte Muskelfaserelemente zwar nicht in der Membran selbst, wohl aber ganz dicht auf deren äusserer Oberfläche, besonders aber in jenen elastischen Fasernetzen gefunden werden, welche sich der Alveolarwand anlegen."

An den von mir untersuchten Lungen konnte ich mich nur beim Schaf und Rind vom Vorhandensein vereinzelter, glatter Muskelzellen überzeugen, welche an der äusseren Oberfläche der Membrana propria der Alveolen gelegen waren, wie Sussdorf sie beschreibt.

Die Poren der Alveolen.

Die in der letzten Zeit viel umstrittene Frage nach dem Vorkommen natürlicher feiner Öffnungen (Poren) in den Alveolarsepten der normalen Lunge steht nicht zum erstenmal auf der Tagesordnung der wissenschaftlichen Diskussion. v. Ebner (8) teilt mit, dass die Ansicht, wonach die Alveolen nicht in sich abgeschlossen seien, sondern miteinander kommunizieren, schon auf Malpighi zurückreiche. Henle (17, I. Aufl., S. 279) spricht sich mit den den meisten Bearbeitern der vorliegenden Frage offenbar entgangenen Worten „auch kommen Kommunikationen der einander berührenden Alveolen durch Vermittlung kreisrunder, scharfrandiger Öffnungen vor" unter all den früheren und späteren Forschern am unzweideutigsten für die Existenz der Poren aus; er berichtet zugleich auch in einer Anmerkung auf S. 280 von der Kontroverse zwischen Adriani (1847) auf der einen und Schultz (1850), Kölliker (24, II. Aufl.) und Waters auf der andern Seite, nach welcher der erstere beim Menschen und Hirsch eine derartige Raumgemeinschaft nicht nur zwischen den Alveolen eines „Infundibulums", sondern auch zwischen jenen benachbarter Infundibula beobachtet haben will.

In neuerer Zeit hat Hansemann (13) auf Grund der von Kohn (23) beschriebenen Tatsache, dass bei der fibrinösen Pneumonie Fibrinfäden von einem Alveolus in den andern durch die Septen hindurchtreten, die Frage wieder aufgenommen und zu entscheiden versucht, ob diese Öffnungen ein normales Vorkommnis in den Alveolarsepten sind, wie Hauser (1893, 16) an-

nimmt, oder ob sie, wie Ribbert (1894, 53) meint, pathologische Produkte sind. Zu diesem Zwecke füllte er Lungen verschiedener Tiere von der Trachea aus unter möglichst geringem Druck mit Berlinerblaugelatine und härtete sie in absolutem Alkohol; er fand dann, dass von der durch die wasserentziehende Wirkung des Alkohols stark geschrumpften Füllungsmasse zahlreiche Verbindungsfäden durch die Alveolenwandungen treten und mit der Masse der benachbarten Alveolen in Verbindung stehen. „Man kann sich dann," schreibt er, „durch Drehung der Mikrometerschraube bei stärksten Vergrösserungen mit vollkommener Sicherheit überzeugen, dass die Verbindungsfäden durch die Wand der Alveolen hindurchtreten und nicht etwa über oder unter dem Präparat verlaufen. Auch kann man an günstig gelegenen Stellen den optischen Querschnitt der Stomata sehen und sich überzeugen, dass hier Lücken der Wand bestehen und wahrscheinlich in der Weise, dass Fortsätze der Epithelzellen durch diese Stomata hindurchtreten und mit den Zellen des andern Alveolus in Verbindung treten."

Diese Befunde wurden unter v. Ebners Leitung durch Aigner (1899, 1) nachgeprüft; er gelangte zu der Ansicht, dass die von Hansemann beschriebenen Bilder zutreffen, dass sie aber so zu deuten seien, dass die Gelatinefäden nicht durch die Alveolenwandungen hindurchziehen, sondern über die Alveolarsepten hinweggehen.

Seitdem hat sich eine Reihe von Forschern mit der Porenfrage befasst. So hält v. Ebner (8) die Methode Hansemanns nicht für einwurfsfrei, da auch in anderen Hohlräumen, z. B. Blutgefässen, Leim leicht zackig schrumpft; er konnte sich auch an mit Silberlösung gefüllten, sowie an mit Alkohol injizierten Lungen, von welchen letzteren die Schnitte stark mit Eosin gefärbt waren, vom Vorhandensein der Poren nicht überzeugen.

W. S. Miller (41) kann die von Hansemann beschriebenen Poren „um so weniger als normale Bildungen anerkennen, als sich gegen seine Präparationsmethode schwerwiegende Einwürfe machen lassen."

Laguesse und d'Hardiviller (30) haben bei einem 26jährigen, kräftigen Menschen an einigen sehr seltenen Stellen Kommunikationen zwischen benachbarten Alveolen gefunden und betrachten daher dieses Verhalten, ebenso wie die Erweiterung

gewisser Endalveolen, als eine Tendenz zum Emphysem. Obschon dieses Verhalten von einem gewissen Alter an sehr häufig sein mag, muss es als ein Anfang von Verletzung und nicht als der wirklich normale Zustand betrachtet werden.

Diesen Befunden gegenüber werden auch Stimmen laut, welche sich für das Vorhandensein von Poren entscheiden. So kann Zimmermann (75) das Vorkommen der von Hansemann in den Alveolarwänden beschriebenen Öffnungen für die Katze auf das bestimmteste bestätigen.

Hansemann (14), der inzwischen die Poren auch beim Menschen, beim Orang-Utang, beim Chimpanse, beim Mantelpavian, beim Hund und bei der Maus gesehen hatte, tritt in einer Entgegnung an v. Ebner nochmals für seine Behauptungen ein und weist den Vorwurf zurück, lediglich auf Grund von Leiminjektionspräparaten auf das Vorhandensein von Poren geschlossen zu haben. Er findet auch, dass die elastischen Fasern zu den Poren keine konstante Beziehung haben, ebensowenig die Blutgefässe.

Sudsuki (68) findet an dicken Schnitten oft zwei und noch mehr Poren in der Wand eines Alveols. „Ihre Ränder", so schreibt er, „sind nicht mit elastischen Fasern umsäumt, die überhaupt in keinem regulären Verhältnis zu den Stomata stehen." Bei emphysematisch erweiterten Poren sieht er manchmal auch die Ränder zum Teil von sehr feinen elastischen Fasern begrenzt.

Nach Linser (34) zieht sich um die „Stomata, die kleinen direkten Verbindungen benachbarter Alveolen, gewöhnlich eine etwas dickere elastische Faser."

Auch Sobotta (60) und Nicolas (47) finden Poren in den Alveolenwänden.

Merkel (39), welcher die Porenfrage eingehender erörtert, sah „an Celloidinkorrosionen von Lungen Neugeborener, an welchen die Alveolen nicht so innig ineinander greifen, wie an denen von Erwachsenen, solche Kommunikationen nicht, was jedoch nicht verwundern kann. Ein Präparat, so schreibt er weiter, welches ich der Güte von Hansemann verdanke, und welches ich mit dem stereoskopischen Okular untersucht habe, zeigt, dass zweifellos die Mehrzahl der Leimfäden über die Septa, welche benachbarte Alveolen trennen, hingehen. Einige Bilder

aber legen doch die Annahme nahe, dass es auch Leimfäden gibt, welche Alveolenwände durchsetzen. An der Lunge einer jungen Katze, welche mit Silber injiziert worden war, hatten neben einer wohl gelungenen Färbung der Begrenzungslinien der Epithelzellen auch die Wände der Alveolen im ganzen einen bräunlichen Ton angenommen. Dadurch war es möglich, helle Löcher in denselben wahrzunehmen, welche bald grösser, bald kleiner waren und welche eine unregelmässige Form hatten. Da über die Existenz dieser Löcher nicht der geringste Zweifel obwalten konnte, war nur zu entscheiden, ob man es etwa mit Kunstprodukten zu tun hatte, oder ob es sich um präformierte Öffnungen handelte. Hierneben bilde ich eine solche durchbrochene Alveolenwand ab, an welcher nach meiner Ansicht die Löcher unmöglich als künstlich entstanden gedeutet werden können. Ganz Gleiches habe ich dann an einer von F. E. Schulze versilberten Kaninchenlunge der histologischen Sammlung meines Instituts beobachtet. Auch an einer nicht versilberten Lunge vom erwachsenen Menschen konnte ich solche Öffnungen sehen. Ich stehe deshalb nicht an, mich Hansemann, Nicolas, Zimmermann u. a. anzuschliessen, welche die Existenz der Löcher in der Alveolenwand für sichergestellt halten."

Nach Stöhr (61, S. 261) steht auch jede Alveole „mit ihren Nachbaralveolen durch eine sehr wechselnde Anzahl feiner Kanäle, sog. Poren, in offener Verbindung", und er bildet in Figur 221 B Poren in einer mit Silbernitratlösung gefüllten Lunge des Menschen ab.

Um mich über das Vorhandensein von Poren zu informieren, ahmte ich die von Hansemann angegebene Methode an Kaninchenlungen nach. Die Bilder, die ich dabei erhielt, waren keineswegs geeignet, die Stomata in den Alveolensepten zur Anschauung zu bringen. Man sah wohl zahlreiche feine Leimfäden an der Alveolarwand anhaften, durch dieselbe hindurchtreten aber nicht. Dagegen konnte ich an der Lunge eines zwei Jahre alten Schafes, bei welcher die Füllung der Alveolen mit absolutem Alkohol sehr gut gelungen war, Poren an Schnitten feststellen, die mit Hämalaun und nach der Hansenschen Methode gefärbt waren. Die Form der Poren, deren man an einem Oberflächenabschnitt bis zu drei zählte, ist kreisrund oder oval. Die Grösse der feinsten lässt sich der eines roten Blut-

körperchens gleichstellen, die grössten haben den doppelten Durchmesser. An Präparaten, an denen die elastischen Fasern nach der Weigertschen Methode zur Anschauung gebracht sind, zeigen die Poren keine schärfere Umgrenzung als an anders tingierten Präparaten, und ich konnte ebensowenig wie Sudsuki (68) und Hansemann (14) Beziehungen der elastischen Fasern zu den Poren konstatieren, im Gegensatz zu Linser (34), welcher, wie oben erwähnt, um die Stomata gewöhnlich eine etwas dickere elastische Faser sich herumziehen sah.

Bei weiteren Untersuchungen konnte ich auch an den Lungen der anderen Tiere, also des Pferdes, Rindes, Schweines, Hundes und der Katze Poren in der Alveolenwand feststellen. Die Hauptbedingung für das Sichtbarwerden der Stomata liegt nach meinen Beobachtungen weniger in einer gut ausgeprägten Färbung, als darin, dass die Füllung der Alveolen mit Fixierungsflüssigkeit gut gelungen und die Alveolenwand dadurch gespannt ist. Es leuchtet wohl ein, dass eine so kleine Öffnung nur sichtbar wird, wenn ihr Lumen möglichst gross ist; dieses aber hängt von der Spannung der Alveolenwand ab. Die rosarote Färbung, welche die letztere durch Färbung nach der Hansenschen Methode erhält, erleichtert es jedoch ganz wesentlich, die Poren dadurch deutlich zu sehen, dass durch sie rein weisses Licht hindurchfällt, während die umgebende Wand einen rötlichen Farbenton aufweist.

Nach dem im vorstehenden geschilderten Verhalten der Alveolarwand stimme ich mit Hansemann u. a. darin überein, dass in ihr Öffnungen, „Poren“, vorkommen, welche die Alveolen untereinander verbinden. Zweifelhaft erscheint es mir indessen, ob die Hansemannschen und meine Befunde identische Vorkommnisse darstellen. Nach meinen Präparaten sind dieselben nur an den dünnsten Teilen der Alveolarsepten, also an Stellen bemerkbar, in deren Bereich die nachbarlichen Alveolarwandungen sich ohne interalveoläre Substanz direkt berühren. Hansemann beschreibt sie dagegen als enge Kanäle und bildet sie in Fig. 1 seiner ersten Veröffentlichung mehrfach als Poren ab, welche durch selbst recht kräftige Teile der Alveolarsepta hindurchgehen. Seine die Poren durchsetzenden Leimfäden treten in der gleichen Figur durchweg über die Alveolarsepta hinweg und scheinen bis auf einige wenige in einer Schnittebene zu liegen; es kämen

hiernach sechs bis zwölf solcher Poren auf eine Schnittebene in der Alveolarwand; nur ein einziges Mal scheint in der porenreichen Stelle des abgebildeten Präparatabschnittes der Fig. 1 der betreffende Leimfaden gerade durch das Alveolarseptum hindurchzutreten und nicht darüber hinwegzugehen, etwa so, wie dies an einer Stelle der Fig. 2 der Fall ist. Derartige Bilder zu konstruieren, wäre nach meinen Präparaten — NB. ich habe die Kommunikationsöffnungen nicht an Präparaten gesehen und dargestellt (s. Taf. I, Fig. 3), welche mit Leim gefüllte Alveolen geben, sondern an leeren Alveolen von Objekten, die in Paraffin eingebettet und mit diesem sofort auf den Objektträger aufgeklebt worden sind! — ein Ding der Unmöglichkeit. Ich habe sie vielmehr in weit geringerer Anzahl und nur an Stellen gefunden, wo sich die Alveolarwand in ihrer Fläche etwa als Kappe (Oberflächenabschnitt) oder als über den Rand noch überhängender Wandabschnitt präsentiert. Wirkliche, feine Durchbohrungen, Löcher, in dem scharf durchschnittenen Alveolarseptum, das in Ringform den Alveolarraum umkreist, nach Art der in Fig. 2 des Hansemannschen Aufsatzes wiedergegebenen (13), sind mir in meinen Präparaten nirgends begegnet. Das könnte ein Zufall sein, aber es wäre ein sehr eigenartiger, fast unverständlicher Zufall, wenn die Zahl der Poren eine so grosse sein soll, wie man nach den Hansemannschen Abbildungen für die in einer Schnittebene vorkommenden Poren anzunehmen berechtigt wäre.

Ich erachte es deshalb für zutreffend, das Vorhandensein von Poren in der Alveolarwand als eine normale Erscheinung anzusprechen. Aber ich musste mir mit Rücksicht auf meine wechselnden Untersuchungsergebnisse die Frage vorlegen, ob dieselben als ab origine existierende Kommunikationen benachbarter Alveolen aufgefasst werden dürfen. Ich fahndete deshalb nach ihnen auch an Lungen ganz junger Tiere. Ich benutzte dazu die Lungen eines vier Tage alten Fohlens, eines vier Wochen alten Kalbes, eines 22 Tage alten Hundes und einer drei Wochen alten Katze, deren Alveolen dank dem obigen Verfahren ausreichende Spannung zeigten. Hier fehlten die fraglichen Kommunikationsöffnungen durchweg.

Hansemann hat das Alter seiner Versuchstiere nicht angegeben und auch in seiner Erwiderung an v. Ebner erwähnt

er diesen Umstand nicht. Um die Poren als wirklich normale oder physiologische Defekte anerkennen zu können, müsste ihre Existenz auch bei ganz jungen Individuen nachgewiesen sein. Wenn dieser Nachweis nicht gelingt, so wäre ihre Entstehung von der Funktion der Lungen abhängig zu machen, und man dürfte dann wohl mit Laguesse und d'Hardiviller sowie mit Henle (17, S. 279), der ihre spätere Entstehung mit den Worten „doch sind dies Anomalien, welche nur den Lungen reifer Individuen angehören und von welchen es deshalb wahrscheinlich ist, dass sie die Folgen einer teilweisen Atrophie und Resorption der Lungensubstanz sind," besonders scharf zur Geltung bringt, annehmen, dass sie nicht wirklich normale Vorkommnisse, sondern als der Ausdruck von Verletzungen aufzufassen sind, die mit der fortgehenden Dehnung und Retraktion der Wand in Zusammenhang stehen und einer Atrophie oder Einreissung der unmittelbaren Berührungsstellen benachbarter Alveolarwandteile ihren Ursprung verdanken. Hiernach müsste auch ihre Zahl und Weite von dem mehr oder weniger anstrengenden Gebrauch der Lunge abhängig sein.

In der Tat lässt sich dieses Verhalten an einem Präparat von einer zwei Jahre alten Katze im Gegensatz zu dem ganz jugendlichen Tiere nachweisen. Bei ihr kann man neben feineren Poren auch solche von grösserem Durchmesser sehen; um diese herum laufen teilweise elastische Fasern, wie sie auch Sudsuki (68) beobachtete. Übrigens kommt es auch nach Virchow (72) beim Menschen vor, dass sich bei geringen Graden von Emphysem solche Kommunikationen zeigen. Ebenso findet Stömmer (63) beim Pferde als ein Zeichen des Anfangsstadiums des Emphysems Defekte in der Wand der Alveolen. Und selbst Hansemann (14) gibt an, dass die Grösse der Poren mit der Blähung der Alveolen variiert. „Noch grösser", schreibt er, „sind sie beim volumen pulmonis auctum und ganz besonders beim Emphysem."

Die Pleura.

In den Lehrbüchern findet man die Pleura allgemein als eine bindegewebige Membran beschrieben, welcher elastische Fasern beigemengt sind und die an der freien Oberfläche mit einem einschichtigen, platten Epithelium bedeckt ist. Linser (34),

welcher, wie bereits erwähnt, das Stroma der Lunge des Menschen und verschiedener Säugetiere (Rind, Kaninchen, Hase, Hund, Pferd, Schwein, Reh und Hirsch) untersucht hat, macht für das elastische Gewebe der Pleura viszeralis folgende Angaben: „Das elastische Gewebe der Pleura setzt sich aus einer Lage sich im spitzen Winkel kreuzender Fasern zusammen, die unter dem Pleuraëpithel gelegen ist. An den Kanten ist diese Schicht etwas verstärkt. Dann folgt eine Bindegewebsschicht hauptsächlich von kollagenem Gewebe gebildet und von feinen elastischen Fasern durchsetzt. Nach innen von dieser kommt noch ein dünner elastischer Faserzug von parallel zur Oberfläche verlaufenden Fasern, die im Zusammenhang mit den elastischen Fasern der Alveolen stehen. In die Lunge hinein ziehen ab und zu stärkere septenähnliche Fortsätze von elastischem und gewöhnlichem Bindegewebe, jedoch sind dieselben beim Erwachsenen recht selten und relativ dünn, im Gegensatz zu den Lungen jugendlicher Individuen und Tiere."

Den von Linser geschilderten Aufbau zeigt im allgemeinen auch die Pleura unserer Haustiere: sie besteht aus dem Epithel, der Propria Serosae, einer elastischen Faserlage und dem subserösen Gewebe. Aber die einzelnen Schichten weisen nicht nur bei den verschiedenen Haustieren, sondern auch individuelle Verschiedenheiten auf. Die individuellen Differenzen sind abhängig von dem Alter und dem Dehnungszustand der Lunge. Es ist selbstverständlich, dass die Schnitte absolut genau, senkrecht zur Oberfläche stehende Durchschnitte sein müssen: nur sie gestatten eine wirklich massgebende Vergleichung. An der Hand solcher kann man nun nachweisen, dass die Bemerkung Linsers, wonach die in die Lunge hineinziehenden septenähnlichen Fortsätze beim Erwachsenen dünner sein sollen als bei jugendlichen Individuen auch für das subpleurale Gewebe gilt: auch dieses ist bei jugendlichen Tieren viel mächtiger entwickelt als bei älteren. Ebenso ist das Epithel bei jungen Tieren als ein kubisches mit runden Kernen gut sichtbar, während beim älteren Tiere die Kerne der Zellen in grösseren Abständen, also seltener im Bilde erscheinen. Die Dicke des Lungenfells variiert ausserdem je nach dem Zustand der Ausdehnung, in welcher die Lunge sich befindet.

Beim Pferde ist die Pleura so gebaut, dass unter dem Serosenepithel eine dünne Schicht gewöhnlichen Bindegewebes

liegt, in welcher die elastischen Fasern fehlen. Darunter schliesst sich eine ziemlich dicke Lage dicht aneinander liegender elastischer Fasern, welche annähernd parallel zur Oberfläche verlaufen. Nun folgt eine lockere Bindegewebsschicht, welcher ziemlich reichlich elastische Fasern beigemengt sind, und welche die Pleura mit dem eigentlichen Lungengerüst verbindet. Die abgezogene und unter mässigem Zuge auf Kork ausgespannte Pleura zeigt die elastischen Fasern in verschiedener Dicke regellos unter- und übereinander hinweglaufend, ein dichtes, äusserst engmaschiges Geflecht erstellend

Über die Pleura des Rindes hat Mayr (37) in einem auf der Naturforscherversammlung zu München gehaltenen Vortrag, welcher jedoch nur im Referat vorliegt, bekannt gegeben, „dass sich das elastische Gewebe unter der Serosa zu einer Platte von ansehnlicher Mächtigkeit verdichtet. Dieselbe liegt der Subserosa nach aussen hin auf und sendet spärliche Ausläufer in diese hinein. Das der Platte peripherwärts angelagerte Gewebe, welches das Serosenepithel trägt, entbehrt dagegen aller elastischen Elemente und ist nicht ganz von der Dicke der Subserosa. Wie die ganze Lunge von der elastischen Platte, so ist jedes Lungenläppchen von einer verdichteten Lage elastischen Gewebes umhüllt, von welch letzterem aus die elastischen Elemente ins Innere des Läppchens sich hineinziehen."

Denselben Befund ergab die Untersuchung verschiedenaltriger Rinder. Nach Linser sendet die ziemlich starke Pleura der Kuh zahlreiche Septen ins Lungengewebe hinein. Diesen Angaben gegenüber muss hervorgehoben werden, dass das elastische Fasernetz der Pleura sich nicht an der Erstellung des interlobulären Gewebes beteiligt, dass dieses vielmehr mit dem subpleuralen Gewebe allein in Verbindung tritt (s. Taf. I, Fig. 4, e. F.). Das in der eben angeführten Weise hergestellte Flächenbild lässt erkennen, dass das elastische Fasernetz viel dichter geflochten ist und die Fasern gröber sind als beim Pferde.

Das Schaf und ebenso die Ziege besitzen eine dem Rinde ähnlich gebaute Pleura, nur sind die elastischen Fasern zarter und die Platte ist vom Epithel durch eine weniger dicke Bindegewebslage getrennt. Auch das subpleurale Gewebe ist nicht so stark entwickelt.

Beim Schwein bietet der Lungenüberzug sowohl hinsichtlich der Anordnung der einzelnen Schichten als auch in Bezug auf die Stärke der elastischen Faserplatte dasselbe Bild wie beim Rinde. Auch das Flächenbild der Pleura gleicht demjenigen des Rindes.

„Das elastische Stromagewebe des Hundes stimmt ungefähr mit dem bei der Kuh überein, mit dem es auch die starke Entwicklung der Pleura gemein hat,“ schreibt Linser (l. c.). Diese Angaben widersprechen meinem Untersuchungsergebnis insofern, als ich nur eine feine elastische Faserschicht fand, welche vom Serosaëpithel durch eine schmale Bindegewebslage getrennt ist. Die mit Orceïn gefärbte Pleura ist, von der Fläche gesehen, auch viel durchsichtiger als die des Rindes. Ferner zeigt das subseröse Gewebe lange nicht jene starke Entwicklung, wie wir sie beim Rinde sehen.

Die zarteste Pleura unter unseren Haustieren hat entschieden die Katze aufzuweisen, was schon makroskopisch aus der grossen Durchsichtigkeit des Lungenüberzugs zu entnehmen ist. Die zarte, feinfaserige, elastische Gewebsschicht ist von dem Epithel nur durch einen feinen Bindegewebszug getrennt und wird durch eine zarte, dünne Subserosa mit dem Lungengewebe eng verbunden. Dies erklärt auch die Tatsache, dass beim Abziehen der Pleura nur zu leicht Lungengewebe mit weggerissen wird.

Nachtrag.

Vorliegende Arbeit wurde am 29. Juni 1905 der medizinischen Fakultät der Universität Giessen zur Erlangung der veterinär-medizinischen Doktorwürde vorgelegt und später an den Verlag des Archivs für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte zwecks Aufnahme in diese Zeitschrift eingesandt. Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Geheimrats Dr. Waldeyer, welcher die Arbeit begutachtete, wurde ich auf die von F. E. Schulze[1]) am 18. Januar 1906 in der Kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin gelesene Abhandlung mit dem Ersuchen hingewiesen, diese noch in einem Nachtrage zu berück-

[1]) Beiträge zur Anatomie der Säugetierlungen. Sitzungsberichte der Kgl. Preuss. Akademie der Wissenschaften. Berlin 1906, Heft VI.

sichtigen. Ich komme dieser Aufforderung, für welche ich Herrn Geheimrat an dieser Stelle den geziemenden Dank auszusprechen mir erlaube, um so lieber nach, als ich in allen Streitfragen die Resultate meiner Untersuchungen in F. E. Schulzes Abhandlung bestätigt finde, wenngleich ich auch andererseits nicht umhin kann, bezüglich der dortselbst sich findenden geschichtlichen Angaben einige Einwände zu erheben.

Um diesen letzteren Punkt vorwegzunehmen, führe ich folgende Stelle aus Schulzes Arbeit an:

„Während, so schreibt er, die älteren Angaben über den Bau dieses respiratorischen Teiles der Lunge und seine Verbindung mit dem ausschliesslich luftleitenden Röhrensystem mannigfach differierten, fand um die Mitte des vorigen Jahrhunderts die am klarsten in Köllikers „Mikroskopische Anatomie“, Bd. 2, II. I, Respirationsorgane, 1852, dargelegte Vorstellung nahezu allgemeine Annahme, dass jedes der als „bronchioli“ bezeichneten letzten schmalen Endröhrchen des luftleitenden Bronchiolbaumes in einen annähernd trichterförmigen blinden Endsack (seit Rossignol „infundibulum“ genannt) übergehe, welcher selbst allseitig mit kleinen polyedrischen nischenförmigen Aussackungen, den „alveoli“ besetzt sei.“

Gegen diese Darstellung muss ich geltend machen, dass Rossignol (56) es war, welcher 5 Jahre vor Kölliker (1847) klarer und, was die Hauptsache, auch richtiger als dieser den Bau des respiratorischen Parenchyms der Lunge schriftlich niedergelegt hat; zum Beweise brauche ich nur auf meine obige Wiedergabe der Rossignolschen Funde hinzuweisen.

Wenn sodann Schulze fortfährt (S. 225): „Gegen diese Auffassung habe ich mich im Jahre 1871 mit meiner Darstellung des Säugetierlungenbaues in Strickers „Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere“ gewandt, wo ich (a. a. O. S. 464—476) ein baumartig verzweigtes Kanalsystem beschrieb, dessen „ringsum mit Alveolen besetzte Gänge, die „Alveolengänge“, wie ich sie nannte, mit den infundibula Köllikers (air-sacs Watters) als ihren letzten blinden sackförmigen Endästchen enden“, so darf ich hierzu bemerken, dass wiederum nicht nur Rossignol diese Gangsysteme längst gekannt und beschrieben hat, sondern dass auch neben ähnlichen

Darstellungen anderer französischer und englischer Forscher deutscherseits eine solche von Henle (17) aus dem Jahre 1866 vorliegt, welcher, wie oben angeführt, in Anlehnung an die Arbeit Rossignols den in ein Läppchen in der Regel allein eintretenden lobulären Bronchus in vier bis fünf Endzweige, terminale Bronchien, zerfallen lässt, deren letzte mit Alveolen besetzt sind und die Rossignolschen Infundibula als ausgebuchtete Säckchen zu zwei bis sechs und mehr, übrigens nicht nur endständig sondern auch seitlich, tragen. Gleichwohl gebührt Schulze, wie bereits oben zum Ausdruck gebracht wurde, das grosse Verdienst, durch die Einführung der Bezeichnung „Alveolengänge" zur Klarheit der Darstellung wesentlich beigetragen zu haben.

Bei der folgenden Besprechung der Untersuchungsergebnisse darf ich zunächst auf das Urteil Schulzes über die Verwendung von Metallausgüssen hinweisen. Es heisst (S. 229): „Andererseits habe ich auch gute Ansichten von den Hohlraumverhältnissen des respiratorischen Teils der Lunge an Ausgüssen der zuvor mehr oder minder vollständig entlufteten Lunge mit leichtflüssigen Metallgemischen gewonnen, welche entweder überall oder doch in einzelnen Regionen eine vollständige Füllung aller Lufträume bis in die Alveolen zeigen."

Hierzu möchte ich noch bemerken, dass die „Entluftung" der Lunge sich unschwer dadurch bewerkstelligen lässt, dass man der Luft durch feine, durch die Pleura hindurch gesetzte Nadelstiche Gelegenheit gibt, vor der nachdringenden Metallegierung zu entweichen.

Was das Verhalten der Bronchioli respiratorii anbelangt, so habe ich ihr Vorkommen in den Lungen unserer Haussäugetiere als Regel bezeichnet, trotzdem ich manchmal solche Bronchiolen nur äusserst spärlich und vielfach auch nur einseitig mit Alveolen besetzt sah. In diesen Fällen liess jedoch stets die störende Nachbarschaft von Gefässen oder Bronchien das Fehlen der Alveolen entschuldigen.

Von dem Verzweigungsmodus der terminalen Lufträume sagte ich oben, dass er nach meinen Untersuchungen keinem bestimmten Gesetze unterworfen sei. Schulze äussert sich über diese Fragt wie folgt (S. 230): „Die Art der Verzweigung ist sehr verschieden, sowohl bei den

einzelnen Tierformen, als auch in ein und derselben Lunge. Häufig findet sich eine nahezu dichotomische Teilung mit gleich grossen oder mehr oder minder ungleichen Teilästen, in anderen Fällen gehen die Äste an beliebigen Stellen seitlich von einem grösseren Stamm ab; seltener geschieht es, dass von einer Stelle mehrere Äste zugleich ausgehen. Im allgemeinen wird man also die Verzweigung als unregelmässig zu bezeichnen haben. Auch die Winkel, unter welchen die Gänge sich teilen, variieren oft in einer Lunge beträchtlich, von ganz spitzen bis zu nahezu 160°. Gewöhnlich beträgt der Teilungswinkel 30°—50°.

Dasselbe gilt nun auch von der Art und Weise, wie die letzten blinden Endausläufer der Alveolargänge, die sacculi, durch Endteilung oder als Seitenzweige dieser ihnen ja im wesentlichen hinsichtlich des Baues gleichenden Gänge entstehen. Gewöhnlich teilt sich ein Alveolargang terminal spitzwinklig in zwei, seltener in mehrere sacculi, die übrigen stehen als seitliche Ausläufer verschiedener Länge von den Zweigen verschiedener Ordnung unter verschiedenen, meist spitzen Winkeln distal ab."

Wie bei der Frage des Teilungsprinzipes, so kam Schulze auch hinsichtlich des Millerschen Atriums zum gleichen Resultat wie ich. Er schreibt (S. 231): „Einen von Miller vor dem Übergang der Alveolargänge in die sacculi „entdeckten" eigenartigen Hohlraum, welcher, „nicht röhrenförmig, sondern von mehr oder weniger deutlich kugeliger Gestalt", ausser mit Alveolen mit einer Anzahl in ihn einmündender sacculi besetzt sein soll, kann ich als einen eigenen typischen Abschnitt des respiratorischen Apparates der Säugetierlungen daher nicht anerkennen".

Auch über das Vorkommen von Poren in der Scheidewand der Alveolen stimme ich mit Schulze, welcher (S. 238) solche als „glattrandige, kreisförmige oder ovale Löcher in den Alveolensepten" bei den Haussäugetieren „mässig häufig, aber immer ganz unregelmässig zerstreut" „und zwar nicht nur bei alten, sondern auch bei ausgewachsenen jungen gesunden Tieren" gefunden hat, dann überein, wenn durch diese letztere Bemerkung dasselbe bezeichnet werden soll, was oben mit Henle (17, S. 279) durch „reife Individuen" zum Ausdruck gebracht wurde.

Zusammenfassung.

1. Die einzelnen Haustiere weisen in Beziehung auf Zahl und Stärke der elastischen Fasern namentlich der Bronchialschleimhaut erhebliche Verschiedenheiten auf: an der Spitze steht das Rind, dann folgen Pferd, Schwein, Ziege und Hund, Schaf und Katze.

2. In den Bronchialknorpeln der Katze lassen sich elastische Fasern nachweisen.

3. Die Drüsen der feineren Bronchien sind Schleimdrüsen. Sie unterscheiden sich bei den einzelnen Tierspezies durch Form und Anzahl der Drüsenschläuche, sowie durch die Form der Drüsenzellen.

4. Die Schleimdrüsen können früher oder später als die Knorpelplatten aus der Bronchialwand verschwinden.

5. In der Faserhaut der Bronchiolen sieht man nicht selten halbmondförmig angeordnete Ansammlungen von lymphadenoidem Gewebe.

6. Die von Eber (7) in der Wand der Terminalbronchien der Schafslunge beschriebenen „schlauchförmigen Ausstülpungen" bestehen nicht. Sie werden durch hohe Faltenbildung der Schleimhaut vorgetäuscht.

7. Rossignol hat das respiratorische Parenchym nach seiner Form und Bedeutung sehr wohl gekannt

8. Die Bezeichnung „Infundibulum" ist vielfach falsch aufgefasst und gebraucht worden. Rossignol hat darunter weiter nichts als die kurzen, mit Alveolen dicht besetzten Säckchen verstanden, welche sich an den Alveolengängen zu mehreren seitlich und terminal befinden.

9. Das respiratorische Parenchym findet sich bei unseren Haussäugetieren übereinstimmend zu kleinen Läppchen, den „Primärläppchen" oder „primären Lungenläppchen" geordnet.

10. Der Verzweigungsmodus der terminalen Lufträume ist keinem bestimmten Gesetze unterworfen.

11. Das respiratorische Epithel ist ohne Anwendung von Silbernitratlösung nicht zu erkennen. Es besteht aus kernhaltigen, kleinen, polygonalen Zellen und grösseren, kernlosen, unregelmässig geformten Platten.

12. Die Membrana propria der Alveolen ist eine sehr feine, strukturlose, elastische Haut.

13. Die Alveolen werden von zahlreichen, sich vielfach verzweigenden, elastischen Fasern umsponnen, welche an deren Basis einen dichten Ring bilden. Stärke und Anzahl dieser Fasern wechseln je nach der Tierart.

14. Um die Basis der Alveolen, welche in die respiratorischen Bronchiolen und Alveolengänge einmünden, bilden glatte Muskelfasern einen sphinkterenartigen Ring.

15. In den Alveolarsepten liessen sich beim Schafe und Rinde vereinzelte Muskelfasern nachweisen.

16. Die von Hansemann erprobte Leiminjektionsmethode bietet für die Sichtbarmachung der Poren in den Alveolarwandungen keine Vorteile.

17. Diese Poren, welche sich bei nicht mehr ganz jugendlichen Tieren unschwer nachweisen lassen, sind am besten an gut ausgedehnten Alveolen, deren Wand entsprechend gefärbt ist, zu erkennen.

18. An den Lungen ganz jugendlicher Tiere waren die Poren auch unter den ebengenannten günstigen Bedingungen nicht zu sehen, weshalb ihr Auftreten, sowie ihre Zahl und Weite von dem mehr oder weniger anstrengenden Gebrauch der Lunge abhängig zu machen sein dürfte.

19. Die Pleura unserer Haustiere besteht aus dem Epithel, der Propria Serosae, einer elastischen Faserlage und der Subserosa.

Literaturverzeichnis.

Die mit * bezeichneten Werke waren im Originale nicht zugänglich.

1. Aigner: Über Trugbilder von Poren in den Wänden normaler Lungenalveolen. Sitzungsberichte der Kais. Akademie der Wissenschaften; mathemat.-naturwiss. Gesellschaft, 108. Bd., 1899.

2. Arnold: Über das Vorkommen lymphathischen Gewebes in den Lungen Virchows Archiv, 80. Bd., 1880.

3.* Bonne, C.: Note sur la structure des glandes bronchiques. C. R. Ass. Anat., 3me sess., p. 225—256, 1901.

4.* Derselbe: Sur la structure des glandes bronchiques. Bibliogr. Anat. Nancy, T. 9, p. 97—123, 1901.

5. Böhm und v. Davidoff: Lehrbuch der Histologie des Menschen einschliesslich der mikroskopischen Technik. 1898.

6. v. Czylarz, C.: Über ein Pulsionsdivertikel der Trachea mit Bemerkungen über das Verhalten der elastischen Fasern an normalen Tracheen und Bronchien. Centralblatt f. allgem. Pathologie und patholog. Anatomie, 8. Bd., 1897.

7. Eber, A.: Über multiple Adenombildung in den Lungen der Schafe. Zeitschr. f. Tiermedizin, III. Bd., 1899.

8. v. Ebner, V.: In A. Köllikers Handbuch der Gewerbelehre des Menschen, III. Bd., 6. Auflage, 1902.

9. Ellenberger und Günther: Grundriss der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere, 2. Aufl., 1901.

10. Encyklopädie der mikroskopischen Technik. 1903.

11. Frey: Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen Leipzig 1874.

11a. Fuchs-Wolfring: Über den feineren Bau der Drüsen des Kehlkopfes und der Luftröhre. Archiv f. mikrosk. Anatomie u. Entw., Bd. 52, 1898.

12.* Guieysse: Sur quelques points d'anatomie des muscles de l'Appareil respiratoire. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. normal et pathol., Année 34, Nr. 3.

13. Hansemann, D.: Über die Poren der normalen Lungenalveolen. Sitzungsber. d. Kgl.-preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1895.

14. Derselbe: Über V. v. Ebners Zweifel an der Existenz normaler Poren zwischen den Lungenalveolen. Archiv f. mikroskop. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 55. Bd., 1900.

15. Hansen: Eine zuverlässige Bindegewebsfärbung. Anatom. Anzeiger, XV. Bd., 1898.

16. Hauser: Über die Entstehung des fibrinösen Infiltrates bei der croupösen Pneumonie. Münchener medizin. Wochenschrift, 1893, Nr. 8.

17. Henle, J.: Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Eingeweidelehre, 1. Aufl. 1866, 2. Aufl. 1873.

18. Heymann: Handbuch der Laryngologie und Rhinologie. Wien 1896.

19. His, W.: Die anatomische Nomenklatur. Archiv f. Anatomie und Physiologie. Jahrgang 1895. Supplementband.

20. Holl: Respirationsorgane in den Jahresberichten über die Fortschritte der Anatomie u. Entwicklungsgesch. von Schwalbe.

21. Jalan de la Croix: Zur Entwicklung des Lungenepithels. Arch. f. mikroskop. Anatomie, 22. Bd., 1883.

22. Justesen, P. Th.: Zur Entwicklung und Verzweigung des Bronchialbaumes der Säugetiere. Archiv f. mikroskop. Anatom. u. Entwicklungsgeschichte, 56. Bd., 1900.

23. Kohn: Zur Histologie der indurierenden, fibrinösen Pneumonie. Münchener mediz. Woch.-Schr., 1893, Nr. 3.

24. Kölliker, A.: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1852.

25. Derselbe: Zur Kenntnis des Baues der Lunge des Menschen. Verhandlungen der physikal.-medizin. Gesellsch. zu Würzburg. Neue Folge. Bd. XVI, 1881.

26. Königstein, H.: Zur Morphologie und Physiologie des Gefäßsystems am Respirationstrakt. Anatom. Hefte, 69. Heft (22. Bd., 2. Heft).

27. Köpke, K.: Über den Mechanismus der Expektoration. Diss. Greifswald 1899.

28. Kotzenberg: Zur Entwicklung der Ringmuskeln an den Bronchien der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsgesch., 60. Bd., 1902

29.* Laguesse: Trois leçons sur la structure du poumon. Sep. aus l'Écho méd. du Nord. Lille 1900.

30.* Derselbe und d'Hardiviller: Sur la topographie du lobule pulmonaire. Bibliogr. anat. Nancy, T. 6., 1898.

31. Dieselben: Bronchioles respiratoires et canaux alvéolaires. Compt. rend. de l'Assoc. des Anatomistes. I. session, Paris 1899.

32. Lee und Mayer: Grundzüge der mikroskopischen Technick f. Zoologen und Anatomen 1898.

33. Lesbre: Élements d'histologie et de technique microscopique. Paris 1903

34. Linser: Über den Bau und die Entwicklung des elastischen Gewebes in der Lunge. Anatom. Hefte, 13. Bd., 1900.

35. Lüders, C: Über das Vorkommen von subpleuralen Lymphdrüsen Diss. Kiel 1892.

36. Martin, P.: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Stuttgart 1902.

37. Mayr: Über den histologischen Bau einiger Organe unserer Haustiere; Monatsh. f. prakt. Tierheilk., Bd. 11, 1900.

38. Maziarski, St.: Über den Bau und die Einteilung der Drüsen. Anatom. Hefte, Bd. 18, Heft 1, 1901.

39. Merkel, Fr.: Atmungsorgane in Bardelebens Handbuch der Anatomie des Menschen. Jena 1902.

40. Derselbe: Respirationsapparat in Merkel und Bonnets Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 1—6.

41. Miller, W. S.: Das Lungenläppchen, seine Blut- und Lymphgefässe. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Jahrgang 1900.

42. Derselbe: The lymphatics of the lung. Anat. Anzeiger 1896, Bd. XII.

43. Derselbe: The Lobule of the Lung its Bloodvessels. Anatom. Anzeiger, Jahrg. VII, 1892.

44.* Derselbe: The structure of the Lung. Journ. of Morph., 1893, Vol. VIII.

45. Moser, Fanny: Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltierlunge. Arch. f. mikroskop. Anatomie, 60. Bd., 1902.

46. Narath: Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. Bibliotheca medica, Abt. A: Anatomie, Heft 3, VIII. Stuttgart 1901.

47. Nicolas: Appareil respiratoire in Poiriers Traité d'Anatomie humaine. Paris 1898. Tome 4, Fasc. 2.

48. Oppel: Der Respirationsapparat in Merkel und Bonnets Ergebnissen der Anatom. u. Entwicklungsgesch., Bd. 8—14.

49. Ottolenghi, S.: Die elastischen Fasern in der fötalen Lunge und in der Lunge des Neugeborenen. Vierteljahrshefte f. gerichtl. Medizin. Folge. 3, Bd. 26, Heft 1.

50.* Pokrowski, M.: Über die Färbung der elastischen Lungenfasern. Med. Obosr., Nr. 13, 1894.

51. Ranviers Technisches Lehrbuch der Histologie; übersetzt von Nicati und Wyss. Leipzig 1877.

52.* Renaut, J.: Traité d'histologie practique. Tome II, fasc. 1, Paris 1897, Tome II, fasc. 2, Paris 1899.

53. Ribbert: Zur Anatomie der Lungenentzündungen; Fortschr. der Medizin 1894, Nr. 10.

54. Rindfleisch: Die Muskulatur der kleinen Bronchien. Zentralblatt f. d. medizin. Wissenschaft. 1872.

55. Derselbe: Lehrbuch der patholog. Gewebelehre mit Einschluss der patholischen Anatomie. Leipzig 1878.

56. Rossignol: Recherches sur la structure intime du poumon de l'homme et des principaux mammifères. Bruxelles 1847.

57. Schneider, K. C.: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.

58. Schottelius: Zur Kritik der Tuberkulosefrage. Virchows Arch., Bd. X, C. 1.

59. Schulze, F. E.: Die Lungen in Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere, Bd. 1, 1871.

60. Sobotta: Atlas und Grundriss der Histologie und mikroskopischen Anatomie des Menschen. München 1902.

61. Stöhr: Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen. 1903.

62. Derselbe: Über Schleimdrüsen. Sitzungsber. der physiol.-medizin. Gesellsch. Würzburg 1884.

63. Stömmer: Über das chronische vesikuläre Emphysem namentlich der Pferdelunge Deutsche Zeitschrift für Tiermediz. u. vergl. Patholog., XIII. Bd., 1888.

64. Sussdorf, M.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere 1. Bd. Stuttgart 1895.

65. Derselbe: in Ellenbergers Vergleichender Histologie der Haussäugetiere. 1887.

66. Derselbe: Eine mikrochemische Reaktion auf tierischen Schleim. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin, 16. Bd., 1889.

67. Derselbe: Über die Lungenseuche des Rindes. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin, 5. Bd., 1879.

68. Sudsuki, Konosuke: Über das Lungenemphysem. Virchows Arch., 157. Bd., 1899.

69. Szymonowicz: Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie mit besonderer Berücksichtigung des Menschen einschl. der mikroskop. Technik. 1901.

70 Teuffel: Zur Entwicklungsgeschichte der elastischen Fasern in der Lunge des Fötus und des Neugeborenen. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Jahrg. 1902.

71. Toldt: Lehrbuch der Gewebelehre. 3. Aufl., 1888.

72. Virchow: Berliner klinische Wochenschrift, Nr. 6, 1895.

73. Weigert: Färbung der elastischen Fasern. Zentralblatt f. allg. Patholog. u. patholog. Anatomie, Bd. IX, 1898.

74. Wickersheimer: Kurze Anleitung zur Verwendung der Wickersheimerschen Flüssigkeit für anatomische Präparate mit einem Anhang über Metallkorrosionen. Berlin 1892.

75. Zimmermann, W. K.: Über Anastomosen zwischen den Tubuli der serösen Zungendrüsen des Menschen. Anatom. Anzeiger, Bd. 18.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

Fig. 1 stellt den Querschnitt eines Bronchus von der Katze dar. Man erkennt die einzelnen Schichten der Wand sowie die zahlreichen in Gruppen beieinander liegenden Drüsenschlauchdurchschnitte. Die schwarzen Linien stellen die elastischen Fasern vor. E = Epithel; Pr = Propria Mukosae; M = Muskularis; F = Faserhaut; D = Drüsen; K = Knorpelplatten; N = Nerv; F G = Fettgewebe: a = Alveolen (Leitz, Ocul. 1, Obj. 3).

Fig. 2 zeigt einen Teil der querdurchschnittenen Bronchialwand vom Schaf (Färbung mit Boraxkarmin und nach der Weigertschen Methode). Man sieht die Anhäufungen von elastischen Fasern in den Falten der Propria und die Verschiedenartigkeit der Drüsenschlauchdurchschnitte. A = ampullenförmige Erweiterung des Drüsenausführungsganges; e = elastische Fasern der Propria; im übrigen sind die Bezeichnungen die gleichen wie oben. (Reichert-Wien, Ocul. 3, Obj. 5).

Fig. 3 bringt die Muskelringe um die Mündung der Alveolen im Alveolengang des Schafes sowie die Poren in den Alveolenwandungen zur Anschauung. m = glatte Muskelfasern; P = Poren; a = Alveolen. (Leitz, Ocul. 1, Obj. 7).

Fig. 4 bietet den Durchschnitt der Pleura des Rindes. Die elastische Faserplatte e F ist ein klein wenig schief getroffen, um ihren faserigen Bau zu zeigen. An absolut genauen Querschnitten sieht man sie beinahe als eine Linie. E = Epithel; Pr = Propria Serosae; s = Subserosa; i l = interlobuläres Gewebe; J = Ende eines Alveolenganges (Rossiguols „Infundibulum“); a = Alveolen. (Reichert-Wien, Ocul. 3, Obj. 3).

Sämtliche Bilder wurden mit dem Abbéschen Zeichenapparat nach den Präparaten gezeichnet.

Fig. 5 stellt ein korrodiertes Primärläppchen aus der Pferdelunge dar (nat. Gr. der Basis 1,5 : 1 mm, Höhe 2,5 mm). Um es plastisch zur Anschauung zu bringen, wurde es unter dem stereoskopischen Mikroskope gezeichnet und dabei nur von einer Seite (von rechts- und obenher) beleuchtet. Man sieht den Bronchiolus respiratorius und die reichen Verzweigungen der Alveolengänge mit den „Infundibeln“.

Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des Dinophilus apatris.

Von

Hans Freiherrn von Malsen.

Hierzu Tafel II.

I. Teil.

Geschlechtsbestimmende Einflüsse.

Nachdem mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor Dr. Richard Hertwig, schon in den Jahren 1902 und 1903 in der bayrischen Akademie der Wissenschaften zu München seine Ansicht über ein bestehendes Wechselverhältnis zwischen Kern und Protoplasma vorgetragen hatte, entwickelte und begründete er seine neue Theorie der Kernplasmarelation zum ersten Male eingehender vor der fünfzehnten Jahresversammlung der Deutschen zoologischen Gesellschaft zu Breslau im Juni 1905.

Welch hervorragende Tragweite den von R. Hertwig ausgesprochenen Gedanken für unsere Kenntnis von der Zelle überhaupt, für das so viel umstrittene, bisher aber noch vollkommen dunkle Geschlechtsproblem im besonderen zukommt, brauche ich, sein Schüler, wohl nicht zu erörtern.

In vorliegender Arbeit nun sind die Ergebnisse eines der zahlreichen Versuche niedergelegt, die im Laufe der letzten Jahre zur Aufklärung der geschlechtsbestimmenden Einflüsse im Münchener zoologischen Institut unternommen wurden.

Wenn meine persönliche, im folgenden entwickelte Ansicht in manchen Nebenpunkten von der Hertwigs abweicht, und auch seine Theorie erst am Schlusse besprochen wird, so liegt der Grund hierfür hauptsächlich darin, dass ich bei meinen Untersuchungen auf die Ergründung der Kernplasmarelation nicht Rücksicht genommen habe und zwar aus dem einfachen Grunde, weil mir diese Ansichten mit ihrer näheren Begründung erst nach Abschluss der Experimente genauer bekannt wurden.

Als Versuchsobjekt wählte ich auf Anregung meines Lehrers den, systematisch eine Mittelstellung zwischen rhabdocölen Turbellarien und Archianneliden einnehmenden Wurm Dinophilus apatris. Der hochgradige Geschlechtsdimorphismus dieses Tieres

spricht sich schon im Ei aus, so dass es in diesem besonderen Falle möglich ist, von männlichen und weiblichen Eiern zu reden. Beide unterscheiden sich sehr auffallend durch ihre Grösse. Meine Messungen an konserviertem Material ergaben durchschnittlich:

weibliche Eier . . .	0,113	mm	lang
„ „ . . .	0,086	„	dick
männliche Eier . . .	0,036	„	lang
„ „ . . .	0,030	„	dick

Die extremsten von mir, an Eiern der Zimmerkulturen, genommenen Maße betragen:

weibliche Eier . . .	140 μ	Länge
„ „ . . .	100 μ	Dicke
und . . .	86 μ	Länge
„ . . .	66 μ	Dicke
männliche Eier . . .	46 μ	Länge
„ „ . . .	33 μ	Dicke
und . . .	33 μ	Länge
„ . . .	26 μ	Dicke

Wie man sieht, sind die Grössenschwankungen, besonders der weiblichen Eier, recht bedeutend.

Die Eier der Kälte- und Wärmekulturen zeigten im wesentlichen die gleichen Maße.

Die Angaben von Korschelt und Nelson stimmen mit obigen überein. Ersterer gibt für die weiblichen Eier als Durchschnitt 0,111 mm Länge und 0,092 mm Dicke, letzterer als Durchmesser derselben 97,66 μ an.

Ähnliches ist bei gewissen Rotatorien, z. B. Hydatina, bei Phylloxera und Bombyx mori der Fall, ohne dass jedoch der Grössenunterschied der Eier so regelmässig ausgeprägt ist wie bei Dinophilus. Die Wintereier der Daphnoiden, aus denen stets Weibchen hervorgehen, sind ebenfalls durch besondere Grösse vor den Sommereiern ausgezeichnet.

Die männlichen Eier des Dinophilus machen meistens einen kugelrunden Eindruck, während die weiblichen oval sind. In der Coconhülle, besonders aber im Mutterleibe, liegen die Eier jedoch so eng beisammen, dass die weiblichen durch gegenseitige Kompression eine sehr unregelmässige Form erhalten. Die männlichen bewahren in der Regel ihre Gestalt, weil sie gewöhnlich

in irgend einer freien Ecke, manchmal zwischen den weiblichen, häufig am Rande des Geleges, Platz finden. Im Laufe meiner Untersuchungen fand ich mehrfach Eier, die eine mittlere Grösse zwischen beiden Arten hatten (vergl. die Maße), auch diese waren jedoch stets sicher als weibliche Eier anzusprechen.

Die Eier werden zu mehreren in einem Gelege vereinigt, das fast ausnahmslos männliche und weibliche enthält und sich, bei seiner Ablage ins Wasser, mit einer gallertigen, durchsichtigen, ziemlich zähen, aber elastischen Hülle umgibt.

Kultur- und Untersuchungsmethode.

Das Material stammte aus der zoologischen Station zu Triest. Es kam Anfangs Juni 1904 in München an. In den mittelgrossen Einmachgläsern, die mit Seewasser und Algen gefüllt, zum Versand gedient hatten, schienen sich die Tiere sehr wohl zu fühlen und vermehrten sich bald lebhaft. Ich fütterte sie mit Fleisch von Anadonta mutabilis. Diese Nahrung wurde offenbar sehr gerne angenommen. Der Darm der Weibchen war stets gefüllt mit dem rötlichen Futter. Ausserdem fand ich häufig Diatomeen im Darm, die jedenfalls von den Wänden der Kulturgefässe aufgenommen wurden. Das Fleisch tränkte ich zuerst mit Seewasser und verteilte es dann in kleinen Stückchen am Boden. Besonders die schon stark angefaulten Brocken waren stets von zahlreichen Dinophili besucht. In den Wärmekulturen und in kleinen Gefässen, hauptsächlich den Uhrschälchen, bildete sich häufig an der Wasseroberfläche ein dicker Bakterienschleim, der über Nacht auch oft den Boden und die Wände des Behälters überzog. Die unerwünschte Folge davon war stets das Eingehen der Kultur. Ich suchte später die sich bildenden Bakterienmassen immer sofort herauszufischen. In der Regel gelang es auch ihr Überhandnehmen zu verhüten. Die grossen Gläser wurden von Zeit zu Zeit durchlüftet, eine Prozedur, während der sich die Würmer in den Schlamm zu verkriechen pflegten.

Da die Tiere stets die dunkelste Stelle ihres Behälters aufsuchten, schützte ich die Gläser nach Möglichkeit vor Licht. Ihre grosse Empfindlichkeit dagegen war gut zu benützen für den Fang. Sowie ich nämlich ein Uhrschälchen aus dem Dunkeln ins Helle brachte, kamen alle, bisher im Bodenschlamm ver-

borgenen Weibchen, eilfertig an die Stelle des Wasserrandes gekrochen, die am weitesten vom Lichte abgewendet war. Hier konnte ich bequem unter der Standlupe die ganze Kolonie zählen und die gewünschten Tiere herausfangen.

Im allgemeinen bietet Dinophilus der Kultivierung keine besonderen Schwierigkeiten. Die Kulturen hielten sich jedoch in etwas grösseren Gefässen bedeutend besser als in Uhrschälchen. In mancher Beziehung wäre es erwünscht gewesen, Weibchen längere Zeit einzeln zu halten und ihre Gelege zu zählen. Mit solchen Einzelkulturen erzielte ich jedoch keine Erfolge. Die Tiere starben stets sehr bald. Aus diesem Grunde ist es mir leider auch nicht möglich, die Zahl der von einem Weibchen in einer bestimmten Zeit und in den verschiedenen Temperaturen abgelegten Eier genau anzugeben. Die Unterschiede in der Häufigkeit der Eiablage bei verschiedenen Temperaturen sind jedoch so bedeutend, dass die später zu erwähnenden Angaben hierüber auch ohne genaue Zählung vollständig zuverlässig sind.

In den grossen Versandgläsern hatten sich die Würmer einige Male so stark vermehrt, dass ich die Kolonie in 2—3 Gläser verteilte. Merkwürdigerweise gediehen sie aber in den neuen Behältern nicht. In kürzester Zeit war in diesen kein Wurm mehr vorhanden, obwohl alle Existenzbedingungen anscheinend unverändert geblieben waren. Ende Juni dieses Jahres starben sämtliche Kulturen ohne sichtbaren Grund ab, nachdem sich die Stammzuchten ein Jahr lang gut gehalten und fortgepflanzt hatten.

Bei Nelson finde ich die Angabe, dass Dinophilus im freien Meere bei Eintritt des warmen Wetters zu verschwinden pflegt. Er glaubt, dass nur einzelne Tiere während des Sommers die Art erhalten. Die Steigerung der Wärme auf mehr als 24 ⁰ C wurde im Aquarium durchgehends sehr schlecht vertragen. Die bei Kältekulturen angewandte Temperatur von durchschnittlich 13 ⁰ C schadete meistens nicht. Eine, anfangs aus zirka 50 Weibchen bestehende Kolonie hielt sich vom 20. Februar bis zum 11. April und vermehrte sich ansehnlich.

Eigentümlich, aber für die Beobachtung sehr günstig, war die Art, wie die Weibchen ihre Eier ablegten. Eine grosse Anzahl Cocons fand sich stets im Bodenschlamm oder auf den Algenblättern verstreut. Weitaus der grösste Teil der Gelege

wurde aber an die Glaswand der hohen Zuchtgefässe, und zwar am äussersten Wasserrande, abgesetzt. Zu Zeiten reger Legetätigkeit fand sich hier ein 1—2 mm breiter, weisser Streifen, der aus vielen Hunderten von Gelegen bestand.

Die Zählung der Eier in den Gelegen erfolgte auf dem Objektträger unter dem Mikroskop mit Leitz Oc. 1, Obj. 3. Die weiblichen Eier erscheinen im durchfallenden Lichte undurchsichtig, gelblich weiss, die männlichen durchsichtig und fast wasserhell. Im auffallenden Lichte, das stets zur Kontrolle angewendet wurde, sind die weiblichen Eier glänzendweiss, die männlichen mehr grau. Um die männlichen sicher erkennen zu können, ist es unbedingt notwendig, das Gelege nach allen Seiten hin zu drehen. Da nämlich die weiblichen Eier durch die darüber liegenden durchsichtigen, männlichen hindurchscheinen, werden letztere leicht übersehen.

In den späteren Zeiten meiner Versuche hielt ich die Kulturen in 8 cm hohen, rechteckigen Gläsern, auf deren Öffnung gerade ein Objektträger passte. Wenn ich diesen nun mit dickem Vaseline an den Gefässrändern befestigte und das, bis zum Rande mit Wasser gefüllte Gefäss damit fest schloss, war es ganz gut möglich, das Glas auf die Seite unter das Mikroskop zu legen und die an den Wänden abgelegten Eier mit leidlicher Genauigkeit zu zählen. Störende Unebenheiten der Glaswand lassen sich durch einen Tropfen Immersionsöl leicht ausgleichen. Für genaue Zählungen eignet sich jedoch diese Methode nicht.

Versuche.

Die Versuche wurden in der Weise durchgeführt, dass in der Zimmertemperatur mit 19° C, im Thermostaten mit 26° C und in der Kühlkammer mit 13° C je ungefähr 50 Weibchen als Hauptkultur gehalten wurden. Daneben dienten stets mehrere, ebenso grosse Parallelkulturen, sowie einige Uhrschälchen mit nur einem oder ganz wenigen Weibchen in allen Temperaturen als Reserve und zur Kontrolle.

Die niedrige Temperatur für die Kältekultur wurde im Sommer durch das Wasser der städtischen Leitung erzielt, das die feuchte Kammer überrieselte und eine durchschnittliche Temperatur von 14° C hat. Von Mitte Juli bis Ende August vorigen Jahres stieg die Zimmertemperatur infolge der ausser-

ordentlichen Sommerhitze auf durchschnittlich 24°, so dass während dieser Zeit in den Zimmerkulturen keine Zählungen vorgenommen werden konnten. Diesen ersten Sommer überstanden die Kulturen gut, obwohl nach Nelsons früher erwähnter Angabe, dies im Freileben nicht der Fall zu sein scheint.

Die sämtlichen Zuchtgefässe wurden in der Regel täglich, zeitweise nur alle 2—3 Tage durchgesehen, alle vorhandenen Gelege herausgefischt, die Eier gezählt und dann in ein eigenes Sammelgefäss geworfen oder konserviert. Die Zahl der Gelege und der Eier, das Geschlechtsverhältnis der Eier, Temperatur und Datum wurden bei jeder Zählung mit allenfallsigen Bemerkungen in eine Liste eingetragen.

Ergebnisse.

I. Normalkultur im Zimmer.

Korschelt gibt das gewöhnliche Geschlechtsverhältnis zwischen männlichen und weiblichen Eiern auf 1:2 an. Es würden doppelt soviel Weibchen als Männchen geboren. Das von mir gefundene Verhältnis ist etwas günstiger für die Weibchen.

Ich habe gezählt:

Tabelle 1.

Anzahl der Gelege	Darunter		Geschlechtsverhältnis
	♂	♀	♂ : ♀
202	327	813	1 : 2,4

Im Verlaufe der Experimente habe ich aus den Normalkulturen bedeutend mehr Gelege entnommen und gezählt. Da das Geschlechtsverhältnis aber immer annähernd das gleiche blieb, wurden nicht alle Zählungen in die Listen eingetragen.

Die Zahl der zu einem Gelege vereinigten Eier beträgt nach dieser Zählung im Durchschnitt 5, 6. In der Tat bilden Gelege von 5 bis 6 Eiern die Regel. Häufig finden sich solche mit einem männlichen und zwei weiblichen Eiern. Gelege mit 10 bis 14 Eiern kommen öfter vor. Es ist also in der Grösse der Gelege schon von Natur aus eine grosse Variationsbreite vorhanden. Das Verhältnis der Geschlechter im einzelnen Gelege ist geringen Schwankungen unterworfen, im allgemeinen aber ziemlich konstant.

Die Weibchen kriechen meistens lebhaft an den Wänden des Glases herum. Die Eiablage war stets ziemlich rege. Zu gewissen Zeiten steigerte sie sich etwas, um dann wieder einige Wochen flauer zu werden. Zeiten, zu denen in den Normalkulturen keine frischen Gelege zu finden gewesen wären, gab es nicht.

II. Kältekultur.

Das Gesamtresultat vierer Kältekulturen, die von Mitte Juli 1904 bis Mitte März 1905 geführt wurden, spricht sich in folgenden Zahlen aus:

Tabelle 2.

Anzahl der Gelege	Darunter		Geschlechtsverhältnis
	♂	♀	♂ : ♀
925	973	2975	1 : 3,5

Die Zahl der Eier pro Gelege beträgt im Durchschnitt 4,2.

Eine dieser Kulturen wurde geführt vom 19. bis 31. Juli. Die Zimmertemperatur, aus der die Tiere kamen, war bis auf 26° gestiegen. Die Temperatur der Kältekultur konnte zu dieser Zeit zwar nicht ganz konstant gehalten werden, betrug aber durchschnittlich 15°. Sehr interessant sind nun folgende Einzelergebnisse:

Tabelle 3.

Datum	Anzahl der Eier		Geschlechtsverhältnis
	♂	♀	♂ : ♀
19. 7.	4	8	1 : 2,0
25. 7.	9	22	1 : 2,4
31. 7.	21	60	1 : 2,8

Während also die Gelege, die sich noch in der erhöhten Zimmertemperatur angelegt hatten, nur doppelt soviel Weibchen als Männchen enthalten, steigert sich die Zahl der weiblichen Eier unter dem Einfluss der Kälte in wenigen Tagen fast auf das dreifache der männlichen.

In einer anderen Kontrollzucht, die vom 6. September bis 10. Oktober geführt wurde, betrug die Temperatur anfangs 18°

und sank allmählich auf 9°. Drei charakteristische Einzelresultate zeigt die folgende Tabelle:

Tabelle 4.

Datum	Temperatur	Anzahl der Eier ♂	♀	Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀
7. 9.	18°	26	54	1 : 2
28. 9.	12,5°	39	170	1 : 4,3
10. 10.	9°	12	41	1 : 3,4

Auch hier nimmt die verhältnismässige Zahl der weiblichen Geburten mit dem Sinken der Temperatur zu. Die Weibchen bewegten sich in den Kältekulturen nur sehr wenig und langsam. Im Vergleich zu den Normalkulturen war eine bedeutende Herabsetzung ihrer natürlichen Lebhaftigkeit augenscheinlich. Die Eiablage war ebenfalls viel weniger rege. Zur Feststellung dieser letzteren Tatsache möge das Ergebnis einer weiteren Kontrollzucht dienen.

Eine grössere Anzahl geschlechtsreifer Weibchen wurde aus einem grossen, im Zimmer bei 19° gehaltenen Glase, in dem die Eiablage gerade besonders lebhaft war, in die Kälte bei 11° gebracht. Obwohl die Tiere Eier im Leibe hatten, setzten sie während der folgenden 18 Tage nicht ein einziges Gelege ab.

III. Wärmekultur.

Die Wärmekulturen waren stets von kurzer Dauer. Sie wurden im Thermostaten bei durchschnittlich 26° geführt. In den Uhrschälchen starben die Tiere in der Regel schon nach drei bis vier Tagen. Nur in grösseren Gefässen gelang es mir, zwei Kulturen längere Zeit zu erhalten. Da die Ergebnisse etwas verschieden sind, will ich zunächst die beiden Kulturen einzeln anführen.

Tabelle 5.

(Kultur A vom 6. bis 28. Juli.)

Anzahl der Gelege	Darunter ♂	♀	Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀
222	249	327	1 : 1,3

Zahl der Eier pro Gelege: 2,6.

Tabelle 6.

(Kultur B vom 12. September bis 6. Oktober.)

Anzahl der Gelege	Darunter ♂	♀	Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀
161	258	559	1 : 2,1

Zahl der Eier pro Gelege: 5,0.

Wenn wir beide Kulturen zusammen nehmen, ergibt sich als Resultat:

Tabelle 7.

Anzahl der Gelege	Darunter ♂	♀	Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀
383	507	886	1 : 1,7

Anzahl der Eier pro Gelege: 3,6.

Einige Einzelergebnisse werden eine noch deutlichere Sprache reden. Bei der Kultur A war die Temperatur im Thermostaten vom 25. auf 27. Juli von 23° auf 26,6° gestiegen. Die Wirkung spricht sich in folgender Tabelle aus:

Tabelle 8.

Datum	Temperatur	Anzahl d. Gelege	Darunter ♂	♀	Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀
25. 7.	23°	34	25	36	1 : 1,4
27. 7.	26,6°	36	48	53	1 : 1,1

Die Erhöhung der Temperatur um 3,6° bewirkte also innerhalb zweier Tage eine Zunahme der männlichen Geburten.

Die Kultur B ergab bei der ersten Zählung, nachdem die Weibchen aus der Zimmertemperatur in eine Wärme von 28° überführt worden waren, folgende Zahlen:

Tabelle 9.

Anzahl der Gelege	Darunter ♂	♀	Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀
20	30	43	1 : 1,4

In der Wärme zeigten die Würmer eine auffallend vermehrte, unruhige Beweglichkeit. Die Eiablage war sehr rege. In manchen Kulturen, besonders in kleinen Gefässen, trat aber schon nach wenigen Tagen, mehrmals schon nach 24 bis 48 Stunden, eine starke Schädigung der Tiere und baldiger Tod ein.

Der durch die Temperatur veranlasste Unterschied in der Schnelligkeit der Entwicklung und der Intensität der Geschlechtsbetätigung geht klar aus zwei weiteren Versuchen hervor: Am 18. Juni wurden zwei Gelege, deren Eier schon in vorgeschrittenem Furchungsstadium waren, in die Kühlkammer gebracht. Am 3. Juli schlüpften die ersten Weibchen aus. Am 22. Juli, also nach 19 Tagen, fand ich das erste Gelege.

Am 25. Juni kamen drei Gelege in den Thermostaten. Am 1. Juli schlüpten die jungen Weibchen aus und bereits am 6. Juli, also nach fünf Tagen, wurden die ersten neuen Gelege abgesetzt.

Eine äusserst auffallende Folgeerscheinung der Wärme war das häufige Vorkommen von Weibchen, deren ganzer Leib vom After bis zum Schlund so sehr mit Eiern angefüllt war, dass der Kopf des Tieres nur mehr als ganz kleines Pünktchen gegenüber dem ungeheuer angeschwollenen Leibe erschien, der Darm aber bis zur Unsichtbarkeit zusammengepresst war. Diese Tiere reagierten zwar noch durch schwache Regungen auf Berührungen mit der Präpariernadel, waren im übrigen aber unfähig, sich zu bewegen und gingen bald ein.

Zusammenfassung und Schlussfolgerungen.

Nachstehende Tabelle gibt eine Zusammenstellung der Hauptergebnisse:

Tabelle 10.

Kultur	Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀	Eier pro Gelege
Zimmer	1 : 2,4	5,6
Kälte	1 : 3,5	4,2
Wärme	1 : 1,7	3,6

Vergleichen wir nun die in Kälte und Wärme erhaltenen Zahlen mit denen der Normal- oder Zimmerkultur, so ergibt sich als sicheres Resultat:

1. In der Kälte nimmt die relative Zahl der weiblichen Geburten bedeutend zu. Die Grösse der Gelege geht zurück.

Als weitere Folge der niederen Temperatur muss angesehen werden:

Sinken der Lebensenergie im allgemeinen, die sich durch sichtliche Abnahme der natürlichen Lebhaftigkeit ausspricht, und bedeutender Rückgang der Geschlechtstätigkeit, sich äussernd durch Verzögerung der Eibildung und Eiablage.

2. In der Wärme steigt die Zahl der männlichen Geburten.

Die Grösse der Gelege geht noch mehr zurück als in der Kälte. Ein Cocon umschliesst kaum mehr als die Hälfte der Eier bei normaler Temperatur.

Die natürliche Lebhaftigkeit der Weibchen nimmt stark zu, Produktion und Ablage der Eier steigert und beschleunigt sich sehr bedeutend.

Die überaus heftige Beeinflussung der Weibchen durch Temperaturerhöhung geht am deutlichsten aus einem Versuche hervor, den ich im März 1905 anstellte.

Am 17. März brachte ich eine Anzahl Weibchen aus einer grösseren Kältekultur, in der die Eiablage sehr gering war, in einem Uhrschälchen in Zimmertemperatur. Am nächsten Tage bereits fand ich

16 Gelege mit 23 ♂ und 30 ♀ Eiern.

In der Kältekultur, aus der die Tiere entnommen worden waren und die ungleich mehr Weibchen enthielt, fanden sich am gleichen Tage nur

2 Gelege mit 1 ♂ und 3 ♀ Eiern.

Ebenso legten drei Weibchen, die aus dem Zimmer in den Thermostaten mit 26° überführt worden waren, nach drei Tagen

4 Gelege mit 7 ♂ und 8 ♀ Eiern ab.

Der Einfluss der Temperatur auf Geschlechtsverhältnis und Geschlechtstätigkeit ist am bedeutendsten während der ersten drei bis vier Tage ihrer Einwirkung. Im Laufe länger dauernder Kulturen scheint der Organismus allmählich wieder mehr ins Gleichgewicht zu kommen. Jedoch zeigte sich auch in den letzten Tagen der am längsten dauernden Kulturen immer noch ein merkbarer Unterschied gegen normale Verhältnisse.

So ergab in der in Tabelle 2 angeführten Kältekultur eine Zählung vom 8. März 1905

16 ♂ und 44 ♀ Eier,

was einem Geschlechtsverhältnis von 1:2,7 entspricht.

In der Wärmekultur der Tabelle 6 fand ich am letzten Tage, also am 6. Oktober 1904

17 männliche und 24 weibliche Eier,

somit ein Geschlechtsverhältnis von 1:1,4.

Dass Wärme im allgemeinen anregend wirkt, Kälte aber die Lebensenergie der Organismen herabsetzt, so lange die physiologische Grenze nicht überschritten wird, ist eine altbekannte, oft beobachtete Tatsache. Ich habe sie hier nur besonders hervorgehoben, weil sie mir wichtig zu sein scheint für die Erklärung des überraschendsten Ergebnisses meiner Experimente:

Die Einwirkung der Temperatur auf das Geschlecht der Nachkommen bei Dinophilus apatris.

Über das so interessante Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen existieren ziemlich wenig exakte Experimente oder Beobachtungen.

Im vorliegenden Falle scheint nur die grössere oder geringere Höhe der Temperatur geschlechtsbestimmend zu wirken. Die Frage ist nun, wirkt die Temperatur direkt auf das Geschlecht oder nur indirekt und in welchem Zeitpunkt tritt diese Wirkung ein?

Nachdem die Eier bereits bei ihrer Ablage geschlechtlich getrennt sind, müssen die zur Bildung eines männlichen oder weiblichen Eies führenden Kräfte während der Ovogenese tätig sein, sie müssen notwendigerweise auf die Ovogonie oder die entstehende Ovocyte einwirken.

Die weitere Frage lautet also: Wie kann die Temperatur im besonderen Falle des Dinophilus die bei der Eibildung im mütterlichen Leibe sich abspielenden Vorgänge beeinflussen und wie kann eine Einwirkung auf das Geschlecht der Nachkommen zustande kommen?

Um diese Frage beantworten zu können, muss ich einige der Beobachtungen, die den zweiten Teil vorliegender Arbeit bilden, herausgreifen. In der besonderen Art der Eibildung

scheint mir nämlich der Angriffspunkt zu liegen, an dem die Temperatur einsetzen kann, um in diesem Falle scheinbar geschlechtsbestimmend zu wirken.

Die Weibchen des Dinophilus apatris besitzen, wie auch Korschelt schon beobachtete, keine eigentliche Geschlechtsdrüse. Die Ovogonien entstehen aus dem einschichtigen Darmepithel und kommen aus diesem in einen, von mir als Ovarium bezeichneten, ventral zwischen Magen und Enddarm gelegenen Raum. Eine Vermehrung der Urgeschlechtszellen durch Teilung konnte ich nirgends beobachten, obwohl sie zweifellos stattfinden muss. Im Ovar wächst die Ovogonie durch Nahrungsaufnahme ungefähr zur doppelten Grösse heran. Hat die einzelne Ovogonie durch Wachstum eine bestimmte Grösse erreicht, die Verschmelzungsgrösse, so verschmilzt sie zunächst mit einer, im Laufe der Entwicklung aber mit vielen anderen, ebenso grossen Ovogonien vollkommen.

Weitaus der grösste Teil dieser vereinigten Eikerne bildet sich im weiteren Verlaufe der Ovogenese zu Nahrungsdotter um.

Der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Eiern liegt offenbar hauptsächlich in der grösseren oder geringeren Anzahl verschmelzender Ovogonien. Dadurch aber gestaltet sich sowohl die Menge der dem Embryo zum Aufbau seines Körpers zur Verfügung stehenden Nährstoffe, als auch die Kernplasmarelation im männlichen und weiblichen Ei verschieden. Das weibliche Ei übertrifft das männliche, wie schon Eingangs erwähnt wurde, ungefähr um das Dreifache an Länge und Dicke. Es erhält von Anfang an, und verbraucht naturgemäss ungleich mehr Nähr- und Baumaterial im Laufe seiner Embryonalentwicklung, als das männliche Ei. Diese Tatsache ist nicht im mindesten merkwürdig, nachdem die Weibchen des Dinophilus wohlentwickelte, mit gut differenziertem Darm-, mit Sinnes- und reichlichen Bewegungsorganen ausgestattete Tiere sind, die obendrein das vollkommen rudimentäre, fast aller Organe, mit Ausnahme der Hoden, entbehrende Männchen schon bei ihrer Geburt um das Sechsfache an Länge übertreffen. Nach Korschelt ist die Länge der eben ausgeschlüpften Weibchen 0,23 mm, der Männchen aber nur 0,04 mm.

Die Nahrung, welche die in das Ovarium übergetretenen Ovogonien zu jener kritischen Grösse heranwachsen lässt, nach

deren Erreichung erst die Verschmelzung mit anderen Ovogonien möglich zu sein scheint, ist eine, unzweifelhaft in den Darmzellen bereitete, die Eier umspülende Ernährungsflüssigkeit.

Das, was ich im vorhergehenden als Geschlechtstätigkeit der Weibchen bezeichnet habe, besteht nun im wesentlichen aus folgenden Funktionen:

Bildung und Übertritt der Eikerne in das Ovarium, Wachsen der Ovogonien durch Nahrungsaufnahme, successives Verschmelzen mehrerer Ovogonien zu einer Ovocyte, Ablage der Ovocyten ins Wasser.

Die Reifeerscheinungen vollziehen sich am Ei in der Regel erst nach seiner Ablage, so dass ich mit Boveri und Korschelt das frisch gelegte Ei als Ovocyte I. Ordnung bezeichnen kann.

Dass alle diese Geschlechtstätigkeiten des Weibchens durch Wärme gesteigert und beschleunigt, durch Kälte aber vermindert und verlangsamt werden, geht klar aus den Experimenten hervor.

Das Zustandekommen eines männlichen oder weiblichen Eies hängt aber offenbar hauptsächlich davon ab, wie viele Ovogonien sich zu einer Ovocyte vereinigen.

Für die Verschmelzung der Ovogonien ist ihr vorheriges Wachstum durch Nahrungsaufnahme notwendig.

Diese Nahrung besteht aus dem die Ovogonien im Ovarium umspülenden Gewebssaft.

Findet nun plötzlich eine beträchtliche Vermehrung der Eikeime und damit der Ovogonien statt, so muss notwendigerweise ein gewisses Missverhältnis eintreten zwischen der, von den Darmzellen produzierten, und der, von den schnell wachsenden Ovogonien geforderten, Nahrungsmenge. Die chemischen Prozesse, welche sich bei Umwandlung der gefressenen Nahrung in Nährsaft abspielen, werden ja sicher ebenfalls beschleunigt, aber offenbar nicht in gleich hohem Grade, wie die Geschlechtstätigkeit; auch sind sie abhängig von der Menge des gefressenen Rohstoffes. Jeder Organismus kann aber Nahrung nur bis zu einem gewissen, beschränkten Maße zu gleicher Zeit aufnehmen und verdauen.

Der Darm wird also nicht so viel Nährstoffe liefern können, als die abnorm vermehrten Ovogonien zu ihrem Heranwachsen brauchen. Diese werden nicht alle schnell genug die Verschmelzungsgrösse erreichen können. Es wird immer nur eine

kleine Anzahl zu gleicher Zeit zur Verschmelzung bereit sein. Es treten deshalb häufiger als sonst nur wenige Ovogonien zu einer Ovocyte zusammen und wir erhalten öfter als normal nur ein kleines männliches Ei, anstatt eines grossen, dotterreichen, weiblichen Eies.

Auch Nussbaum ist der Ansicht, dass in den Wärmekulturen seiner Hydatinen viel eher Nahrungsmangel eintritt als in den Kältekulturen. Stoffumsatz, aber auch Legetätigkeit zeigten sich ebenfalls wesentlich beschleunigt.

„Somit muss zur Unterhaltung des eigenen Stoffwechsels bei höherer Temperatur und zur Leistung der vermehrten Eiablage die Nahrung . . . . . eine viel reichere sein, als bei niederer Temperatur. In gleich grossen Aquarien wird in der Wärme gerade bei anfangs gutem Futter weit schneller eine Übervölkerung eintreten, als in der Kälte.“

Der Reiz, durch den die Tiere bewogen werden, ihre Gelege abzusetzen, steigert sich aber ebenfalls durch die Wärme. Die Produktion an Eiern kann damit, nach dem oben gesagten, nicht mehr Schritt halten. Es werden also zwar öfter als sonst Eier abgelegt, aber dafür weniger auf einmal. Die Zahl der Gelege steigt, ihre Grösse nimmt ab.

Die Ursache für die verhältnissmässige Zunahme der männlichen Eier in der Wärme ist also nicht diese Wärme selbst, sondern vielmehr Nahrungsmangel, hervorgerufen durch abnorme Steigerung der Geschlechtstätigeit, gegen welche die Nahrungsproduktion zurückbleibt.

Mit anderen Worten: Die Darmzellen sind nicht imstande, in kurzer Zeit so viel Nahrung zu liefern, als es die plötzlich in grosser Zahl auftretenden Ovogonien verlangen.

Die vorwiegende Bildung männlicher Eier ist also das Resultat eines Missverhältnisses zwischen Darmtätigkeit und Geschlechtstätigkeit

Die in Wärmekulturen so häufig gefundenen Weibchen, deren ganzer Leib so mit Eiern gefüllt war, dass die Mutter daran zu Grunde gehen musste, betrachte ich als Opfer ihrer abnorm gesteigerten Eierproduktion. Wahrscheinlich bewirkt die Wärme auch eine gewisse Lähmung der Muskeln. Der Wurm vermag die so plötzlich gebildeten Eier nicht mehr rasch genug

durch Legen aus dem Körper zu entfernen, so dass zuletzt seine ganze Leibeshöhle zum Platzen damit erfüllt ist. Der Darm wird so zusammengepresst, dass feste Nahrung nicht mehr hindurch gleiten kann, die Wimpern der Wimperringe sind nicht mehr stark genug, um die Last des Körpers vom Flecke zu bewegen und das Tier muss eingehen.

Als Kältewirkungen hatten wir erkannt:

1. Zunahme der weiblichen Eier an Zahl;
2. Abnahme der Gelegegrösse gegen normale Verhältnisse;
3. Rückgang der Geschlechtstätigkeit.

Nach obigen Ausführungen ergibt sich die Erklärung von selbst. Ursache für die Zunahme der weiblichen Eier sind die günstigeren Ernährungs- und damit Wachstumsbedingungen, welche die Ovogonie im Ovarium vorfindet.

Infolge der allgemein herabgeminderten Geschlechtstätigkeit geht die Teilung der Primordialzellen langsamer vor sich, es treten nur verhältnismässig wenig Eikeime in das Ovarium über. Für ihr Heranwachsen ist reichlich Nahrung vorhanden. Da auch die Eiablage nur mit grossen Pausen von statten geht, haben viele Ovogonien Zeit, zu einer Ovocyte zu verschmelzen. Es werden also vorzugsweise grosse, weibliche Eier gebildet.

Wie die Wärme, durch die von ihr ausgeübten, starken Reize, eine gewissermassen überstürzte, so begünstigt die Kälte durch Herabminderung der geschlechtlichen Reize eine, sozusagen, besonders gründliche Eibildung.

Eigentlich sollte man erwarten, dass sich mit der starken Verzögerung der Eiablage die Grösse der Gelege gegen den Normalzustand erhöhen würde. Dies ist nicht der Fall, denn auch die Kältegelege weisen durchschnittlich eine geringere Eierzahl auf als die normalen. Der scheinbare Widerspruch erklärt sich aber leicht, wenn man bedenkt, dass doch nicht nur die Legetätigkeit, sondern auch die Produktion von Eikeimen eingeschränkt ist. Die Ovogonien treten ausserdem meistens zu grösseren weiblichen Eiern zusammen. Die zum Heranwachsen der Ovocyten zur Verfügung stehende Nahrungsmenge, die, zu Dotter umgewandelt, doch im fertigen Ei sich wieder vorfindet, reicht natürlich nur für eine geringere Zahl grösserer als kleinerer Eier aus.

Wenn wir das Gesamtresultat dieser Erörterungen jetzt zusammenfassen, ergeben sich folgende Sätze:

Die Verdauungstätigkeit reagiert auf Reize durch die Temperatur nicht in demselben Maße wie die Geschlechtstätigkeit.

Bei der durch die Wärme sehr stark angeregten Eiproduktion steht dem einzelnen Ei nur eine geringe Nahrungsmenge für sein Wachstum zur Verfügung. Es bilden sich also vorwiegend kleine, männliche Eier. Wird die Eiproduktion durch Kälte zurückgedämmt, so steht umgekehrt dem einzelnen Ei mehr Nahrung zur Verfügung. Es bilden sich hauptsächlich grosse, weibliche Eier.

Der geschlechtsbestimmende Faktor bei Dinophilus ist also in letzter Linie nicht die Temperatur, sondern die Ernährung des Eikeimes.

Dass auch dieser Faktor nicht direkt geschlechtsbestimmend wirkt, sondern nur indirekt durch Beeinflussung der Kernplasmarelation, werde ich im dritten Teil dieser Abhandlung näher ausführen.

Sind diese Schlüsse richtig, so muss verschiedene Ernährung des Muttertieres bei gleicher Temperatur zu ähnlichen Resultaten führen. Dem Experimente bieten sich hier insofern Schwierigkeiten, als sich die Nahrung für so kleine Tiere unmöglich dosieren lässt. Eine Überernährung zur Produktion weiblicher Eier ist aber gleichfalls unausführbar. Es bleibt also nur die Möglichkeit, die Einwirkung möglichst absoluten Nahrungsmangels zu kontrollieren.

Im November vorigen Jahres stellte ich derartige Versuche an. Eine grössere Anzahl Weibchen aus einer Zimmerkultur wurde abgesondert und ganz ohne Futter im Zimmer weiter beobachtet. Die Tiere lebten ohne Nahrung vom 11.—28. November. Geringe Futtermengen, wie Diatomeen oder Protozoen werden sie ja wohl auch in den Hungerkulturen gefunden haben. Nach 17 Tagen war auch das letzte Tier Hungers gestorben. Das Ergebnis der Kultur war überraschend. Ich erhielt im ganzen:

Tabelle 11.

Anzahl der Gelege	Darunter		Geschlechtsverhältnis
	♂	♀	♂ : ♀
32	34	60	1 : 1,7

Gegen das Normalverhältnis von 1 : 2,5 ist also eine bedeutende Abnahme der weiblichen und entsprechende verhältnismässige Zunahme der männlichen Eier festzustellen.

Hunger bei normaler Temperatur wirkt also wie erhöhte Temperatur bei normaler Ernährung.

Bei einem zweiten Versuche wurden Weibchen aus einer Kältekultur ohne Futter in ein eigenes Uhrschälchen versetzt und bei 13° weitergezüchtet. Ist die von mir aufgestellte Theorie über geschlechtsbestimmende Ursachen richtig, so müssen sich Kälte und Hunger in ihrer Wirkung auf das Geschlecht gegenseitig aufheben. Bessere Ernährung bei Kälte würde die Bildung weiblicher Eier begünstigen, Hunger dieselbe verhindern.

Die Kultur lebte vom 14. November bis 5. Dezember.

Das Resultat war:

Tabelle 12.

Anzahl der Gelege	Darunter ♂	Darunter ♀	Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀
6	10	25	1 : 2,5

Durch einen glücklichen Zufall ergab sich hier fast genau die gleiche Verhältniszahl, die ich früher als Geschlechtsverhältnis bei Futter und normaler Temperatur berechnet hatte. Die aufgestellte Forderung, dass Hunger die Kältewirkung paralysieren müsse, ist in verblüffender Weise erfüllt worden.

Zu diesen beiden letzteren Versuchen möchte ich bemerken, dass sie zu einer Zeit angestellt wurden, im Winter vorigen Jahres, in der ich noch keineswegs die Ernährung als geschlechtsbestimmenden Faktor ansah, sondern vielmehr an direkte Einwirkung von Kälte und Wärme zu denken geneigt war.

Im Münchener zoologischen Institut führte zu gleicher Zeit mit mir Issakowitsch ähnliche Versuche mit Daphnien durch. Das von ihm erzielte Resultat scheint mit meinen Ergebnissen in direktem Widerspruch zu stehen. Wärme beförderte bei Simocephalus vetulus Müll. die Geburt von Weibchen, Kälte die Bildung von Männchen und Wintereiern. Aus den Wintereiern kriechen ausnahmslos Weibchen aus. Zunächst geht daraus schon hervor, dass nicht das Geschlecht direkt von der Temperatur

beeinflusst wird, sondern dass es ein anderer Vorgang im Organismus sein muss, auf den Wärme und Kälte einwirken und der dann seinerseits bestimmend für das Geschlecht der Nachkommen wird.

Auch Issakowitsch führt nun diese Resultate auf die Ernährung des Eies zurück, indem er sagt:

„Wenn wir nun annehmen, dass bei niedriger Temperatur die assimilatorische Tätigkeit der Zelle herabgesetzt wird und in Betracht ziehen, dass der Stoffwechsel eines in Entwicklung begriffenen Eikeimes ein viel intensiverer ist, als der aller anderen Zellen des Organismus, so müssen wir daraus schliessen, dass bei niedriger Temperatur die Ernährung des Eies eine sehr ungünstige ist . . . . . und müssen erwarten, dass ein Winterei, oder die wegen ihrer kleinen Grösse und Kurzlebigkeit zur Entwicklung weniger Nährstoffe bedürfenden männlichen Tiere im nächsten Wurf abgesetzt werden . . . . Wenn die Ernährung des mütterlichen Organismus so weit gesunken ist, dass er nicht mehr imstande ist, dem Ei zu seiner Entwicklung zum Weibchen genügende Nährstoffe zu bieten, — so entwickelt sich das anspruchslosere Männchen daraus. Sinkt die Ernährung des Muttertieres noch tiefer, ist es nicht mehr fähig, das Ei wenigstens zum männlichen Tiere zu entwickeln, so tritt eine grosse Anzahl primärer Eizellen zusammen, um auf Kosten der ganzen Menge ein einziges, befruchtungsbedürftiges Winterei zu bilden."

Die Bildung dieses Wintereies geht nun ganz ähnlich vor sich, wie die Eibildung bei Dinophilus. Aus dem Winterei entwickelt sich aber, ebenso wie aus den dotterreichen Dinophilus-Eiern, stets ein Weibchen.

Auch bei Simocephalus ist also die Ausbildung des Geschlechtes nur eine sekundäre Erscheinung gegenüber der primär, durch die Temperatur veranlassten besseren oder schlechteren Ernährung des Eies. Dasselbe ist nach meinen Untersuchungen der Fall bei Dinophilus. Nur wird bei diesem die absolut bessere Ernährung des Eies durch die Kälte verursacht, was ja auch beim Winterei der Daphnie der Fall ist und zwar insofern, als bei der bedeutend verzögerten Eibildung und Eiablage die vorhandene, vielleicht an und für sich geringere Nahrungsmenge, auf weniger Esser verteilt wird und die Ovogonien mehr Zeit gewinnen, zu wachsen und miteinander zu verschmelzen. Die

Folge davon ist aber die Entstehung weiblicher Eier bei Kälteeinwirkung.

In der Wärme dagegen trifft bei der ausserordentlich beschleunigten Produktion von Eikeimen eine geringere Menge Nährmaterial auf die einzelne Ovogonie. Obwohl also nur eine ungenügende Anzahl auf einmal herangewachsen sein kann, werden die schon zu Ovocyten verschmolzenen Ovogonien doch häufiger abgelegt und wir erhalten das kleinere, männliche Ei. Der Mangel der parthenogenetischen Eier verhindert, die Verhältnisse von Dinophilus vollkommen mit denen der Daphnoiden zu parallelisieren.

Für Dinophilus und Simocephalus lässt sich daher vorläufig der Satz aufstellen:

Das Geschlecht der Nachkommen hängt in erster Linie ab von der Nahrungsaufnahme der sich bildenden Ovocyten im mütterlichen Leibe. Die Nahrungsaufnahme aber kann günstig oder ungünstig durch die äussere Temperatur beeinflusst werden.

II. Teil.

Ovogenese.

Die direkte Beobachtung lehrt, dass die Eier des Dinophilus bereits im mütterlichen Leibe geschlechtlich differenziert sind. Im Ovarium zeigen die fertig gebildeten Ovocyten schon die gleichen Grössenunterschiede, wie sie früher von mir angegeben wurden. Um die Ursachen dieser Differenzierung klar zu stellen, war es deshalb unbedingt notwendig, die Vorgänge der Ovogenese zu erforschen.

Als geeignetste Präparations-Methode erwies sich die Fixierung der Weibchen mit Prikrinessigsäure, Stückfärbung mit Borax-Karmin und Schnittfärbung mit Delafields Hämatoxylin.

Die von Korschelt angegebene Fixierung mit Osmiumsäure oder mit 1—2 %iger Chromsäurelösung und nachfolgende Färbung mit Weigertschem Pikrokarmin und Alaunkarmin ergab weniger gute Resultate.

An Fixierungsflüssigkeiten versuchte ich noch Sublimat, Sublimateisessig und Flemmingsche Lösung, an Färbungsmitteln Safranin, Eosin und Beales Karmin, doch bewährte sich keine

Methode so gut, wie die erst angeführte, die ausserdem noch den Vorzug grösster Einfachheit hat.

Die Untersuchungen mussten ausnahmslos an Schnitten gemacht werden, weil die Menge der über- und nebeneinander im Ovarium liegenden Eikerne auch bei jungen Tieren das Erkennen der einzelnen Ovogonie zu sehr erschwert. Korschelt weist darauf hin, dass die Herstellung der Schnittpräparate durch die grosse Zartheit der Körper- und Darmwandung sehr erschwert wird. Ich kann diese Angabe nur vollauf bestätigen. Erst nach längerer Übung und bei Anwendung der grössten Sorgfalt gelang es mir, brauchbare Dünnschnitte zu erzielen. Die Einbettung erfolgte durchgehends in Paraffin, die meistens angewandte Schnittdicke betrug 7 μ. Je mehr Dotter die Ovocyten enthalten, um so schwieriger erweist sich das Schneiden. Fertige Ovocyten oder abgelegte Eier in wirklich tadellose Schnitte zu zerlegen, ist nahezu unmöglich, weil die Dottermasse fast stets wenigstens feine Risse erhält.

Ich hatte ursprünglich die Absicht, auch die Reifungs- und ersten Furchungsvorgänge klar zu stellen. Bei der absoluten Undurchsichtigkeit der abgelegten Eier ist es aber reiner Zufall, wenn sich in einer Schnittserie die Chromatinverhältnisse gut erkennen lassen. Ich habe viele Hunderte von Tieren und Gelegen geschnitten und erhielt auch die hauptsächlichsten Entwicklungsstadien. Die geringe Anzahl brauchbarer Präparate und der Mangel an frischem Material machen jedoch erneute Untersuchungen nötig. Ich werde deshalb nachstehend die Ovogenese nur soweit verfolgen, bis das Geschlecht der Ovocyte sicher festgestellt ist. Um die Bezeichnung der Ovarialeier als Ovocyten erster Ordnung zu rechtfertigen, möchte ich nur noch beifügen, dass die Abschnürung zweier Polkörper erst in den abgelegten männlichen und weiblichen Eiern erfolgt. Ein einziges Mal fand ich in einem Ovarialei eine Richtungsspindel.

Dass die kleinen Eier bei Dinophilus stets Männchen, die grossen stets Weibchen liefern, kann man sicher erkennen an solchen Gelegen, deren Embryonen kurz vor dem Ausschlüpfen stehen. Schon bei schwacher Vergrösserung sieht man in den grossen Eiern die rot leuchtenden Augenflecke der Weibchen. Bei mittlerer Vergrösserung erkennt man in den, besonders bei geöffneter Blende, lebhaft rotierenden Embryonen ohne Mühe

und ohne den geringsten Zweifel die voll ausgebildeten, mit Darm und Augen versehenen Weibchen, oder die rudimentären, darm- und augenlosen Männchen.

Es ist mir so wenig wie Korschelt gelungen, eine Begattung zu beobachten. Dass die Befruchtung aber keinen Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung hat, kann ich mit Sicherheit angeben. Niemals entdeckte ich in den Weibchen Spermatozoen. Das Geschlecht der Eier ist aber schon in der noch im Mutterleibe befindlichen Ovocyte durch ihre Grösse unzweifelhaft bestimmt und fixiert. In weiblichen abgelegten und reifenden Eiern gelang es mir mehrmals, den Spermakern zu finden. Männliche Eier habe ich daraufhin nicht untersucht.

Männliche und weibliche Eier bilden aber zwei Polkörper.

Die Angaben Korschelts über die Lage des Ovariums kann ich bestätigen. Es liegt als unpaares Organ „unterhalb des Nahrungskanals, da, wo sich der Darm vom Magen absetzt" (Fig. 2). Mit zunehmender Masse der Eier dehnt sich der Ovarialsack rechts und links vom Darm in dorsaler Richtung aus. Auf einem Frontalschnitt muss er dann zu beiden Seiten des Darms liegen und paarig erscheinen. Die Zahl der Eier kann in einem älteren Weibchen so gross werden, dass der ganze Leibesraum davon erfüllt ist, der Darm aber nach oben gegen die Körperwand gedrängt und bis zur Unsichtbarkeit zusammengepresst wird.

Die Urgeschlechtszellen liegen zwischen den grossen Zellen, aus denen sich das Darmepithel zusammensetzt. Die Kerne beider Zellarten gleichen einander vollkommen. Es sind runde Bläschen mit chromatischem Nucleolus. Bei etwas älteren Weibchen fallen die Kerne einzelner Darmzellen durch ihre Grösse und besonders die Grösse ihres Nucleolus auf (Fig. 1 u. 2). Sie liegen an der äusseren Peripherie meistens in einer Ecke der Zelle und sind umgeben von einem körnigen, stark färbbaren Protoplasma. Die Zellen mit diesen Kernen möchte ich für die Urgeschlechtszellen erklären. Auch Korschelt sagt, es schiene ihm, „als ob die Eier aus dem Epithel des Darmkanals hervorgingen." Wie diese Zellen aus der Darmwand heraus in das Ovar gelangen, kann ich nicht mit völliger Bestimmtheit angeben. Das Bild auf Fig. 1 lässt mich die Vermutung aussprechen, dass

sie aktiv beweglich auswandern. Die vier Kerne a und b zeigen im Gegensatz zu den übrigen, noch im Epithel ruhenden, eine längliche Form. Die drei Kerne b machen entschieden den Eindruck der Fortbewegung in der Richtung auf das Ovar. Amöboide Fortsätze des Plasmas konnte ich nicht erkennen. Da es mir jedoch nicht gelungen ist, weitere Präparate zu erhalten, die auf derartige Vorgänge schliessen liessen, kann ich die Frage des Austrittes der Ureizellen aus dem Darmepithel leider nicht entscheiden.

Auf den Umstand, dass auf Fig. 1 der scheinbare Eintritt der Ureizellen in das Ovar am vorderen Ende erfolgt, während die jüngsten Ovogonien stets im hinteren Ende liegen (Fig. 2), möchte ich keinen Wert legen, nachdem z. B. auch bei Daphnien die sich bildenden Eier im Ovar zuerst vorwärts und dann wieder rückwärts wandern. In allen meinen übrigen Präparaten zeigt sich die Darmwand völlig unverletzt, und unter dem Darm das Ovar mit mehr oder weniger zahlreichen Ovogonien.

Das Ovar ist umgeben von einer sehr feinen strukturlosen Membran. Dieselbe nimmt, wie Fig. 2 deutlich erkennen lässt, ihren Ursprung von der Darmwand. Ich halte sie für das Darmfaserblatt, das durch die Ansammlung der Eier vom Darmepithel abgehoben wird und so eine Hülle um das Ovar bildet. Das Lumen dieses, vom Ovarialepithel begrenzten Raumes, wird ausser vom Ovarium noch von einer, mit Ernährungsflüssigkeit erfüllten, Lakune eingenommen. Die Flüssigkeit wird zweifellos von den Darmzellen ausgeschieden, umspült die Ovogonien und liefert ihnen die zum weiteren Wachstum nötigen Nährstoffe. Im Präparate wird diese geronnene Flüssigkeit deutlich durch ihre gelbliche Färbung (Fig. 2).

Die Urgeschlechtszellen vermehren sich jedenfalls durch Teilung. Ich konnte jedoch auch mit meinen stärksten Vergrösserungen, Leitz 2 mm Apochromat und Comp.-Oc. 4—8 niemals Teilungsfiguren beobachten. Die ausserordentliche Kleinheit dieser Zellen erschwert überhaupt die Beobachtung ungemein.

Fig. 2 zeigt uns deutlich, wie die Ovogonien und ihre, nunmehr als Keimbläschen zu bezeichnenden Kerne, vom hinteren gegen das vordere Ende des Ovars stetig an Grösse zunehmen. Ihr Protoplasma nimmt immer mehr eine granulierte Beschaffenheit an. Besonders an der Aussenseite des Keimbläschens, in

der Regel jedoch auch an seiner Innenwand, pflegt sich eine Schichte kleiner, intensiv färbbarer Körnchen vorzufinden. Mit dem zunehmenden Alter und Wachstum der Ovogonie steigt auch die Färbbarkeit stetig. Bei der Doppelfärbung mit Borax-Karmin und Delafields Hämatoxylin erscheinen sie in früheren Stadien winzig klein und zart rot, später grösser, intensiv rot, bis in den älteren Stadien dunkelblaue Färbung eintritt. Ich betrachte diese Körnchen als Stoffwechselprodukte oder vielmehr Reservestoffe der Zelle, nach Verschmelzung mehrerer Ovogonien untermischt mit aufgelösten oder verteilten trophochromatischen Bestandteilen.

Hat die Ovogonie dergestalt durch Nahrungsaufnahme eine bestimmte Grösse, „die Verschmelzungsgrösse", erreicht, so verschmelzen zunächst zwei benachbarte miteinander. Fig. 3—6 zeigen uns, wie zuerst die Protoplasmaleiber sich vereinigen (Fig. 6). Im Innern der neuen Zelle befinden sich noch zwei Keimbläschen. Diese legen sich nun dicht aneinander, und die Kernmembranen lösen sich auf. Fig. 3 zeigt dieses Stadium. In Fig. 4 endlich sehen wir, wie auch die Nucleolen sich vereinigen. Kurz nach der Vereinigung lässt der neue Nucleolus noch deutlich seine Entstehung aus zweien erkennen (Fig. 4a). Allmählich wird er dann oval (Fig. 4b), um endlich wieder in die normale, runde Form zurückzukehren (Fig. 4c). Derartige vergrösserte Nucleolen enthalten stets eine oder mehrere Vakuolen von wechselnder Grösse (Fig. 4e).

In einer 1896 erschienenen Arbeit von Doflein sind ganz ähnliche Vorgänge bei der Eibildung von Tubularia beschrieben. Die von ihm gegebenen Bilder zeigen eine merkwürdige Ähnlichkeit mit den meinigen. Auch hier entsteht das Ei durch Verschmelzung einer Anzahl von Keimzellen. Im Verlaufe der regressiven Metamorphose, die die Kerne der Nährzellen (Pseudozellen) während ihrer Aufnahme in die entstehende Ovocyte durchzumachen haben, sollen sie sich aber noch ein- oder mehreremal amitotisch teilen. Dieser Vorgang führt zu Bildern, welche den von mir in Fig. 4 gegebenen und als Verschmelzungsstadien gedeuteten fast vollkommen gleichen. Ich möchte jedoch für Dinophilus meine Deutung vorläufig doch aufrecht erhalten und zwar aus folgenden Gründen: erstens ist die Zahl der Keimzellen im Ovar eines älteren Weibchens stets bedeutend geringer

als in dem eines jüngeren; zweitens übertreffen sowohl Keimzellen als Nucleolen der degenerierenden Nährzellen die Zellen früherer Stadien bedeutend an Grösse. Da meine Bilder alle mit gleicher Vergrösserung gezeichnet sind, erlauben Fig. 2, 4 u. 5 einen direkten Vergleich. Ich stehe nicht an, zu bekennen, dass meine Auffassung manche theoretische Schwierigkeiten bietet, weshalb ich auch die endgültige Entscheidung zukünftigen Untersuchungen vorbehalten möchte.

Durch Verschmelzung mit immer neuen Ovogonien wächst nun die Eizelle sehr rasch. Fig. 5 lässt erkennen, wie sich die Ovogonien kugelförmig, auf dem Schnitt natürlich kreisförmig, um eine, schon sehr bedeutend herangewachsene Ovogonie legen.

Auf dem hier abgebildeten Stadium kann man die zentral gelegene Zelle (Fig. 5 E Z) schon als Eizelle, dadurch charakterisiert, dass ihr bläschenförmiger Kern zum künftigen Eikern wird, von den umgebenden Nährzellen (Fig. 5 N Z), die ihr Keimbläschen aufgelöst und ihr Chromatin in Form eines sehr grossen Nucleolus vereinigt haben, unterscheiden. Es handelt sich also bei der Ovocytenbildung um zwei Arten von Wachstum und zwar, bis zur Verschmelzungsgrösse, um Volumenzunahme der Ovogonie durch Ernährung, dann aber um Vergrösserung durch Verschmelzung von Ovogonien. Das nunmehrige Keimbläschen wächst, während die aufgenommenen Nährzellen sich in der werdenden Ovocyte auflösen, zu jener beträchtlichen Grösse heran, die diese Kerne durchgehends auszeichnet (Fig. 8 u. 9). Äusserst komplizierte und interessante Prozesse spielen sich in diesem Stadium der Dotterbildung und endgültigen Fertigstellung der Ovocyte ab. Näher auf sie einzugehen, muss ich mir für spätere Zeit vorbehalten, weil meine diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht zum Abschluss gelangt sind.

Hat die Ovocyte, oder besser gesagt, Ovogonie, die zur Verfügung stehenden Nährzellen aufgenommen, so bildet sich auf der Aussenseite eine Dotterhaut (Fig. 7), mit deren Fertigstellung die nunmehrige Ovocyte ihre definitive Grösse erreicht hat.

Erst in diesem Augenblicke, jetzt aber auch endgültig und unwiderruflich, ist das geschlechtliche Schicksal des künftigen Eies entschieden.

Der Grund für diese geschlechtliche Differenzierung scheint mir in erster Linie darin zu liegen, dass die Ovocyte eine erbliche,

in gewissen Grenzen festgelegte, Grösse erreicht hat, dass ihr eine bestimmte Masse von Nähr- und Bildungsmaterial zugewiesen ist, die ein Ei in den Stand setzt, ein weibliches Individuum zu bilden, während das andere nur zum Aufbau eines rudimentären Männchens genügt.

Nach den neuesten Forschungen R. Hertwigs ist es ja sehr wahrscheinlich, dass die verschiedene Gestaltung der Kernplasmarelation der Faktor ist, der im reifen Ei bestimmend wirkt und die Furchung und Embryonalentwicklung beherrscht. Das verschiedene Verhältnis von Kernmasse zu Plasmamasse wird aber doch wohl in erster Instanz dadurch herbeigeführt, dass sich zu der, in beiden Eiern gleichen, Kernmasse im weiblichen Ei eine grössere Menge Protoplasma fügt als im männlichen. In der von ihm angewandten Formel möchte ich das Verhältnis bezeichnen als: $♂ : ♀ = \frac{k}{p} : \frac{k}{x \cdot p}$.

Die naturgemäss sich anschliessenden Fragen müssen sein:

1. Welche Ovogonien werden zur Eizelle, welche zu Nährzellen?
2. Wie viele Ovogonien sind nötig zur Bildung eines männlichen, wie viele zu der eines weiblichen Eies?
3. Wodurch wird die Zahl der verschmelzenden Ovogonien begrenzt? Warum bilden sich nicht ausschliesslich männliche oder weibliche Eier?

Zur Beantwortung der ersten Frage:

Die im Ovar vorhandenen Ovogonien zeigen, kurz vor sie verschmelzen, nicht den geringsten erkennbaren Unterschied. Ob nicht in der Struktur oder chemischen Zusammensetzung des Chromatins oder des Protoplasmas doch gewisse Unterschiede bestehen, vermag ich nicht zu unterscheiden. Zum künftigen Keimbläschen wird, nach meiner Ansicht, diejenige Ovogonie, die zuerst die Verschmelzungsgrösse erreichte und dadurch einen, wenn auch noch so geringen Vorsprung vor ihren Genossen erhielt.

Sie hat damit ein Übergewicht, dass sie befähigt, die umliegenden Ovogonien aufzunehmen und zur Umwandlung in Deutoplasma zu veranlassen. Inwieweit bei der Umbildung der Ovogonien zu Nährzellen durch Hunger oder Temperatur veranlasste „Depressionszustände" mitwirken, kann ich vorläufig nicht entscheiden. Zur Klärung dieser Frage sind erneute Untersuchungen notwendig.

Zur zweiten Frage:

Dass nicht eine bestimmte Anzahl Ovogonien erblich oder auf andere Weise fixiert sein kann, um ein Ei zu bilden, geht schon aus der, in immerhin nicht unbeträchtlichem Grade schwankenden Grösse der Eier hervor. (Vergl. die angegebenen Maße auf S. 64.) Es ist leider unmöglich, eine auch nur annähernd genaue Zahl anzugeben, weil die zuerst vereinigten Nährzellen schon in voller Auflösung begriffen und nicht mehr einzeln unterscheidbar sind, während noch immer neue in den Verschmelzungsprozess mit einbezogen werden. Die Verschmelzung der Ovogonien schreitet eben solange weiter, als Material vorhanden ist. Und damit komme ich zur Beantwortung der dritten und wichtigsten Frage, wodurch die Zahl der verschmelzenden Ovogonien begrenzt, warum ein Ei weiblich, das andere männlich wird.

Eine hierfür wichtige Beobachtung muss ich noch einfügen. In bezug auf die Ausnützung des im Ovar vorhandenen Raumes durch die Ovocyten zeigt sich als fast ausnahmslose Regel, dass die Mitte des Hohlraumes von den grossen weiblichen Eiern eingenommen wird, während die kleinen männlichen an der Peripherie oder in den äussersten Ecken Platz zu finden pflegen. Nach dem vorher Gesagten stelle ich mir nun den ganzen Vorgang folgendermassen vor: Eine gewisse Anzahl der in grosser Menge zu gleicher Zeit vorhandenen Ovogonien erreicht auch gleichzeitig die Verschmelzungsgrösse und damit die Fähigkeit, ihre, in der Entwicklung noch rückständigen, umliegenden Genossen zu beeinflussen und zur Vereinigung mit sich zu nötigen. Je kräftiger nun z. B. die Ovogonie A ist oder je grösser ihr Vorsprung in der Entwicklung ist, desto mehr Ovogonien wird sie ihrer Einflusssphäre zu unterwerfen vermögen und mit sich vereinigen. Eine, in gewisser Entfernung davon liegende zweite Ovogonie B ist vielleicht zwar weiter entwickelt als ihre direkten Nachbarn, abei doch um eine Kleinigkeit im Rückstand gegen A. Auch sie macht nach vollendeter Reife ihren Einfluss geltend auf ihre Umgebung. Da aber ihre Nachbarin A schon einen grossen Teil des vorhandenen Materials für ihren eigenen Aufbau an sich gerissen hat, findet B nur mehr weniger Ovogonien zur Vergrösserung vor und muss deshalb im Endresultat etwas kleiner bleiben als A. Es entsteht aus ihr zwar noch ein weibliches Ei, aber ein etwas kleineres.

Aus den Überresten des gesamten, zu einer gewissen Zeit vorhandenen Bildungsmaterials nun, entstehen die kleinen, männlichen Eier. Die Ursache für ihre Bildung kann zweierlei sein: Entweder ist die Ovogonie, welche ihr Keimbläschen bildet, mit ihrer individuellen Entwicklung so weit im Rückstand geblieben, dass das vorhandene Material an Nährzellen beim Eintritt ihrer Reife schon grösstenteils von den anderen Eizellen aufgebraucht und assimiliert war, dass für sie also nur mehr ein geringer Teil übrig blieb, oder aber sie ist durch ihre ungünstige Lage im Eierstock an ihrer Vergrösserung behindert. Auf diesen letzteren Fall deutet die Beobachtung hin, dass die männlichen Eier meistens an der Peripherie oder in den Ecken liegen.

Während die im Zentrum gelegenen Ovogonien auf allen Seiten von Nährzellen umgeben sind, sind die an der Wand des Ovars oder nahe von ihm gelegenen natürlich im Nachteil, weil sie peripher von sich nur mehr wenig oder kein Material zur Verfügung haben. Den Einwand, dass diese peripheren Ovogonien ja direkt vom Gewebssaft umspült und so noch günstiger ernährt werden als die zentralen, weise ich insofern zurück, als ja, wie schon früher erwähnt wurde, zwei Wachstumsstadien und -arten unterschieden werden müssen und in dem zweiten Stadium das Wachstum der Ovocyte nicht mehr durch Aufnahme von Ernährungsflüssigkeit, sondern durch Verschmelzung mit Nährzellen erfolgt. Die verschiedene Beeinflussung der Ernährung durch die Temperatur wurde schon früher eingehend besprochen.

Schon Korschelt hat nun beobachtet, und ich kann ihm nur beistimmen, dass bei Dinophilus auch im geschlechtsreifen Weibchen die Bildung der Urgeschlechtszellen im Darmepithel und damit der Ovogonien im Ovarium ihren Fortgang nimmt. Ist im Ovar eine genügende Anzahl erwachsener Ovocyten vorhanden, nach meinen Beobachtungen durchschnittlich fünf bis sechs weibliche und zwei bis drei männliche, so werden sie abgelegt und im Ovarium gibt es Platz für neue.

Als pathologische Erscheinung habe ich im ersten Teil dieser Arbeit bereits das Vorkommen von Weibchen erwähnt, deren ganzer Leib so mit Eiern gefüllt ist, dass sie unfähig zur Bewegung und Nahrungsaufnahme sind. Ihre Hautmuskulatur

kann sich infolge der starken Ausdehnung der Körperwand nicht mehr genügend kontrahieren, um die Eier auszustossen und sie müssen zugrunde gehen.

III. Teil.

Gegenwärtiger Stand der Frage nach den geschlechtsbestimmenden Einflüssen.

Die Frage nach den geschlechtsbestimmenden Einflüssen hat, so lange es denkende Menschen gibt, die Geister beschäftigt. Schon die ungeheure praktische Tragweite, die ihre Lösung sowohl für die einzelne menschliche Familie, wie für den Landwirt und Tierzüchter haben würde, liess von Alters her zahlreiche mehr oder weniger geistreiche Theorien entstehen. Leider aber grösstenteils nur Theorien! Tatsächliche Grundlage erhielten sie, wenigstens in den letzten Dezennien, meist durch teilweise umfangreiches, statistisches Material, das an Menschen oder Haustieren gewonnen wurde. Auf statistischem Wege lässt sich aber ein Vorgang, der notwendigerweise seinen Ursprung im ersten Anfang der Ontogenie nehmen muss, sicher nicht aufklären. Wie die menschliche Anatomie ein festes Fundament erst durch die zoologischen Forschungsergebnisse an den niederen Wirbeltieren, erst auf Grund von Darwins unsterblicher Deszendenztheorie erhalten konnte, so muss getrachtet werden, dem Geschlechtsproblem durch allmähliche Erkenntnis der Art näher zu treten, in der sich die geschlechtlichen Vorgänge bei niederen Organismen entwickelt haben. Im höher organisierten Tier- und auch Pflanzenkörper müssen naturgemäss die Wechselbeziehungen verschiedenster Art, zwischen Körper und Aussenwelt, wie zwischen den einzelnen Organsystemen im Körper selbst, zu kompliziert sein, um sich kurzerhand und ohne Kenntnis der herrschenden Grundgesetze erkennen und entscheiden zu lassen.

In der Tat hat auch noch keiner der an höheren Tieren oder an diöcischen Pflanzen angestellten Versuche zu allgemein anerkannten Resultaten geführt.

Strassburger stellte mit sehr grossem Material Versuche an den diöcischen Pflanzen Melandrium album und rubrum an. Es wurde die Einwirkung der Ernährung, des Lichtes oder Schattens, der Temperatur, verschiedenen Alters von Samen und

Pollen äusserst gewissenhaft und in jahrelangen Versuchen erprobt, ohne dass sich eine Änderung des Geschlechtsverhältnisses hätte erzielen lassen. Heyer kam bezüglich der Temperatureinwirkung und Bodenart auf Mercurialis annua zum selben Resultat.

Von Haberlandt, Fisch, Strassburger und anderen mit Hanf (Cannabis sativa) angestellte Experimente führten gleichfalls zu negativem Resultat.

Strassburger kommt denn auch, bei Zusammenfassung aller an diöcischen Pflanzen erzielten Ergebnisse zur Ansicht, dass das Geschlecht dieser Pflanzen „durch die Einflüsse, welche sich während der Entstehung und Entwicklung auf sie geltend machen, nicht beeinflusst wird" und zieht die weitere Folgerung, dass schon in der embryonalen Substanz über das Geschlecht entschieden sei.

Alle über die Geschlechtsverhältnisse bei Wirbeltieren vorliegenden Angaben, die sich in erster Linie auf statistisches Zahlenmaterial über Haustiere und Menschen stützen, wurden von Lenhossék kritisch zusammengestellt. Das Resultat geht dahin, dass eine Einwirkung auf das Geschlecht weder durch den Ernährungszustand, noch das Alter der Eltern oder andere Einflüsse erkennbar ist.

Pflüger, Born und Jung haben an Fröschen, Oskar Schultze an weissen Mäusen Versuche vorgenommen. Auch sie führten zur Leugnung eines Einflusses der Ernährung auf Geschlechtsbildung.

Wesentlich günstiger gestalten sich die Versuche an monoclinen oder monöcischen Pflanzen und an niederen Tieren.

G. Klebs gelang es durch Kultivierung in verdünnter Luft die sonst hermaphrodite Alge Vaucheria repens zur alleinigen Ausbildung männlicher Geschlechtsorgane zu nötigen.

Nach Prantl ist Stickstoffmangel oder durch dichte Aussaat bewirkter Nahrungsmangel imstande, die Prothallien der Farne Osmunda regalis und Ceratopteris thalictroides zur Unterdrückung der Archegonien und ausschliesslicher oder doch vorwiegender Antheridienbildung zu veranlassen.

Gleiche Ergebnisse erzielte Buchtien an Equisetaceen durch dichte oder dünne Aussaat, durch Kultivierung auf schlechtem oder gutem Nährboden.

Sogar an der Maispflanze konnte O. Schultze durch Beobachtung in verschiedenen Gegenden und durch Zucht im eigenen Garten feststellen, dass sie bei dünner Aussaat, reichlicher Ernährung und freiem Zutritt des Sonnenlichtes vorwiegend die grossen, weiblichen Kolben, bei dichter Aussaat, schlechter Ernährung und Mangel an Sonne hauptsächlich die männlichen Rispen ausbildet.

Für niedere Tiere liegen nur wenige Versuche vor.

Beim Süsswasserpolypen Hydra fand Nussbaum, dass gutes und reichliches Futter die Entstehung der Eier, mangelhafte Ernährung die Entstehung der Hoden begünstige, jedoch ist dieses Ergebnis noch nicht genügend sichergestellt.

Mit dem Rädertiere Hydatina senta hat zuerst Maupas, dann Nussbaum experimentiert. Das Tier ist gonochoristisch. Es hat die von beiden Forschern bestätigten Eigentümlichkeiten, dass es erstens drei Arten von Eiern produziert und zwar grössere weibliche und kleinere männliche Sommereier, ausserdem noch grosse Winter- oder Dauereier. Letztere bedürfen zu ihrer Entwicklung der Befruchtung, erstere sind parthenogenetisch. Zweitens vermag ein Weibchen stets nur Eier von einer der drei Arten zu legen.

Aus einem Ei geht also ein Weibchen hervor, das nur männliche oder nur weibliche oder nur Dauereier produziert. Maupas glaubt, dass der spätere Charakter des Weibchens schon in diesem Ei definitiv bestimmt und also das Geschlecht der Enkelgeneration schon im Ovar der Grossmutter entschieden sei. Er sagt hierüber:

„C'est bien au moment où chaque oeuf se différencie dans l'ovaire, en commençant son développement que l'état de pondeuse d'oeufs femelles ou de pondeuse d'oeufs mâles apparait et se fixe d'une façon définitive.“

Eine Beeinflussung des Geschlechtes der Enkelgeneration erzielte er durch Einwirkung verschiedener Temperatur auf die Grossmutter, und zwar ergab Kälte weibliche, Wärme männliche Eier. Wie bei Dinophilus sind auch bei Hydatina die weiblichen Sommereier grösser und dotterreicher.

Nussbaum hat meiner Ansicht nach überzeugend nachgewiesen, dass nicht die Temperatur, sondern die, durch Kälte günstiger, durch Wärme ungünstiger gestalteten Ernährungs-

verhältnisse geschlechtsbestimmenden Einfluss ausübten. Er selbst hat mit dem gleichen Objekt wie Maupas sehr eingehende und genaue Versuche angestellt und seine Vermutung vollständig bestätigt gefunden. Gleichzeitig weist er nach, dass das Geschlecht der Enkel nicht schon im Ovarium der Grossmutter, sondern erst während der ersten Eibildungsstadien in der Mutter bestimmt wird. Nach einer Reihe eigens hierzu angestellter Versuche ergab sich, „dass die Umstände, unter denen die Eier ausgebrütet und weitergezüchtet werden, und nicht die Bedingungen, unter denen sie gelegt wurden, massgebend für das Gelege der aus den auskriechenden Embryonen heranwachsenden Weibchen werden."

Sehr interessant für unser Problem ist Nussbaums Angabe, dass in einem Aquarium Weibchen, die männliche Eier legten, auftraten, wenn die Zahl der Weibchen durch steten Nachwuchs stieg. Wurde die Anzahl der Weibchen in einem Aquarium aber rechtzeitig durch Teilung vermindert, so konnte das Erscheinen von Männchen verhindert werden.

Das Endresultat dieser Versuche ist übereinstimmend mit dem von mir an Dinophilus erzielten:

„Bei Hydatina senta bestimmt während einer gewissen Entwicklungsphase die Ernährung das Geschlecht des ganzen Geleges eines jeden jungfräulichen Weibchens. Wird das auskriechende Weibchen bis zur Reifung seines ersten Eies gut ernährt, so legt es nur weibliche Eier: wird es bis zur Geschlechtsreife mangelhaft ernährt, so legt es nur männnliche Eier. Vor und nach dieser Periode hat die Ernährung auf das Geschlecht keinen Einfluss."

Die Versuche von Issakowitsch an Simocephalus vetulus (Müll.) wurden schon im I. Teil besprochen.

Eine sehr eingehende, kritische Besprechung aller auf unsere Fragen bezüglichen Tatsachen und Hypothesen verdanken wir Cuénot. Das Resultat ist folgendes:

Während bei Blattläusen und Phylloxera nach den Untersuchungen von Kyber und Balbiani gute Ernährung der Mutter parthenogenetische Weibchen, schlechte Ernährung gonochoristische Generationen hervorrief, haben sich die von Landois, Giard, Mary Treat und anderen an Schmetterlingsraupen erzielten Ergebnisse nicht aufrecht erhalten lassen. Eigene Versuche

Cuénots an Fliegenlarven ergaben keine Beeinflussung des Geschlechtes durch die Ernährung.

Soviel ist also sicher, dass die Geschlechtsbestimmung bei all diesen Tieren schon sehr früh, wahrscheinlich im Ei, getroffen ist.

Das klassische Beispiel der Biene, deren befruchtete Eier Weibchen, die unbefruchteten Männchen liefern, zeigt, dass in manchen Fällen das Spermatozoon Einfluss gewinnt.

Beobachtungen und Experimente an Patella von Gemmil, an Cymatogaster aggregatus von Eigenmann, an Fröschen von Cuénot und den schon früher zitierten Autoren ergaben negative Resultate.

Mit Bezug auf Tiere mit obligatorischer Befruchtung sagt denn auch Cuénot resigniert: „il est donc évident que le déterminisme est sous la puissance de facteurs internes, dont nous n'avons pas la moindre idée.“

Wenn der jetzige Stand unserer Kenntnisse diese Resignation auch rechtfertigt, so ist doch kein Grund vorhanden, um an der Lösung des Problems überhaupt zu verzweifeln. Hat schon Boveris bedeutsame Entdeckung von Unterschieden in den Chromatinverhältnissen der Geschlechts- und Körperzellen bei Ascaris megalocephala bewiesen, dass auf dem Gebiete der Zellenlehre noch manches Dunkel erhellt werden kann, so ist eine Beobachtung der allerletzten Zeit wohl geeignet, nicht nur über die Verhältnisse in der Zelle überhaupt ganz neues Licht zu verbreiten, sondern auch das Geschlechtsproblem in neue Bahnen zu weisen.

Ich meine R. Hertwigs Theorie der „Kernplasmarelation“, die er mit Bezug auf das Geschlechtsproblem zum ersten Male ausführlicher vor der 15. Jahresversammlung der Deutschen zoologischen Gesellschaft in Breslau im Juni 1905 entwickelte.

Er konnte in diesem Vortrage schon meine Resultate und die von Issakowitsch erzielten benützen. Hertwig denkt an eine direkte Beeinflussung der Geschlechtszellen durch die Temperatur und weicht in diesem Punkte von meiner Anschauung ab. Dagegen stimme ich seiner Ansicht insoweit bei, als er die Verschiedenheit des Geschlechtes auf eine Veränderung der Kernplasmarelation im Ei zurückführt. Er sagt selbst an anderer Stelle mit Bezug auf die Eier des Dinophilus: „Nach allem, was

wir über die Befruchtung wissen, müssen die Kerne dieser Kleineier ebenso gross sein, wie die der Grosseier; die verschiedene Grösse der Eier muss daher in ganz energischer Weise die Kernplasmarelation und damit das Geschlecht beeinflussen."

Dem stimme ich vollkommen zu. Im vorhergehenden habe ich jedoch bewiesen, dass eben die Grösse dieser Eier von ihrer verschiedenen Ernährung im Ovar abhängt. Somit muss wohl auch die Kernplasmarelation wenigstens indirekt von der Ernährung beeinflusst werden.

Inwieweit die Temperatur noch direkt dieses Verhältnis beeinflusst, kann ich leider zurzeit noch nicht angeben. Eine Einwirkung derselben im Sinne Hertwigs ist ja höchst wahrscheinlich. Soviel halte ich aber für sicher, dass der erste auf die Kernplasmarelation und das Geschlecht wirkende Faktor bei Dinophilus die Ernährung ist.

Sehr interessant und wichtig ist das Versuchsergebnis R. Hertwigs an Fröschen. Es ergab Befruchtung frühreifer und überreifer Eier einen wesentlichen Überschuss an männlichen Larven, gegenüber dem Geschlechtsverhältnis normal abgelegter Eier. Er folgert daraus, dass „auf der Höhe der Laichperiode ein Optimum für das weibliche Geschlecht gegeben ist, welches zugunsten des männlichen Geschlechtes abgeändert wird, je näher sich die Eier dem Anfang oder dem Ende der Laichfähigkeit befanden." Bringen wir damit in Zusammenhang, was Oskar Schultze auf Grund aller bisherigen Beobachtungen sagt, dass „die Produktion der männlichen Fortpflanzungszellen im Vergleich mit derjenigen der weiblichen einer geringeren Leistung des Organismus . . . . . entspricht," so können wir als vorläufiges Resultat den Satz aufstellen:

Günstige Existenzbedingungen, die durch Einwirkung verschiedener Faktoren, wie Ernährung und Temperatur hervorgerufen werden können, begünstigen die Bildung weiblicher Nachkommen. Beeinflusst wird durch diese äusseren Verhältnisse die Kernplasmarelation der propagatorischen Zellen und diese ist es dann, welche ihrerseits die Differenzierung des Eies oder Embryos in verschiedener geschlechtlicher Richtung veranlasst und beherrscht.

Die erstgenannten äusseren Faktoren sind also die Ursachen, die als Folge eine verschiedene Kernplasmarelation zeitigen.

Auf Grund aller dieser Ergebnisse möchte ich deshalb meine Auffassung der geschlechtsbestimmenden Faktoren in folgender Weise präzisieren:

Auf die Bildung der propagatorischen Zellen übt der Ernährungszustand des Weibchens während der Ovogenese einen entschiedenen Einfluss aus und zwar durch Einwirkung auf die Kernplasmarelation. Diese aber kann noch durch weitere Umstände, vor allem durch Parthenogenese oder Befruchtung beeinflusst werden. Je höher ein Tier organisiert ist, desto vielfacher und verschiedenartiger werden diese Einflüsse sein. Es ist also weder für das ganze Tierreich nur ein geschlechtsbestimmender Faktor anzunehmen, noch auch ist der Zeitpunkt der geschlechtlichen Fixierung des Eies überall der gleiche. Die weitere Untersuchung des Geschlechtsproblems ist damit auf tiefere Erforschung der Vorgänge in der Zelle verwiesen.

Zum Schlusse sei es mir noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Richard Hertwig, für seine unermüdliche, liebenswürdige Anleitung und Belehrung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Auch dem ersten Assistenten des Instituts, Herrn Privatdozenten Dr. Goldschmidt, verdanke ich sehr vielfache Unterstützung und Anregung.

Literaturverzeichnis.

1. Beard: The determination of sex in animal development. Jena 1902
2. Boveri: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.
3. Cuénot: Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. scient de la France. T. XXXII, 1899.
4. Doflein: Die Eibildung bei Tubularia. Zeitschr. Wissensch. Zool., Bd. 62. 1897.
5. Hertwig, Richard: Was veranlasst die Befruchtung der Protozoen? Sitz.-Ber. Ges. f. Morph. u. Physiol. München 1899, Heft 1.

6. Derselbe: Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sitz.-Ber. Ges. für Morph. und Physiol. München 1899, Heft 2.

7. Derselbe: Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitz.-Ber. Ges. für Morph. und Physiol. München 1900, Heft 1.

8. Derselbe: Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. Mathem.-phys. Klasse kgl. bayr. Ak. der Wissensch., Bd. XXXII. 1902, Heft 1.

9. Derselbe: Über Korrelation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl., Bd. XXIII. 1903.

10. Derselbe: Über das Wechselverhältnis von Kern- und Protoplasma. München 1903.

11. Derselbe: Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. Deutschen zool. Ges. 1905.

12. Issakowitsch: Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphnoiden. Biol. Centralbl., Bd. XXV. 1905.

13. Korschelt: Über Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris. Zeitschr. Wissensch. Zool., 37. Bd. 1882.

14. Korschelt u. Heider: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Jena 1902.

15. Lenhossèk: Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.

16. Maupas: Sur la multiplication et la fécondation de l'Hydatina senta Ehr. C. R. Ac. sc. Paris, T. 111. 1890.

17. Derselbe: Sur la détermination de la sexualité chez l'Hydatina senta. C. R. Ac. sc. Paris, T. 113. 1891.

18. Nelson: The early development of Dinophilus: a study in celllineage. Proceed. Acad. natur. sciences. Philadelphia, V. LVI. 1904.

19. Nussbaum: Die Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina senta. Arch. mikros. Anat., Bd. 49. 1899.

20. Schultze, Oskar: Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. mikrosk. Anat., Bd. 63. 1903.

21. Strassburger: Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl. 1900.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II.

Abgekürzte Bezeichnungen:

B. Z. = Bindegewebszelle.
C. = Cuticula.
D. = Darm.
D. E. = Darmepithel.
D. Fbl. = Darmfaserblatt.
D. h. = Dotterhaut.
E. Fl. = Ernährungsflüssigkeit.
E. Z. = Eizelle.
K. E. = Körperepithel.
M. = Magen.
N. Z. = Nährzelle.
Ov. = Ovarium.
U. G. Z. = Urgeschlechtszellen.

Sämtliche Bilder sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat angefertigt. Vergrösserung: Leitz 2 mm Apochromat; Comp.-Oc. 4; Tubuslänge 15,5. Objekttischhöhe. Färbung, wo nichts anderes bemerkt, Borax-Karmin und Delafields Hämatoxylin.

Fig. 1. Hinteres, ventrales Ende eines jungen Weibchens mit Ovarium. a und b scheinbar einwandernde Primordial-Eizellen.
Fig. 2. Ovarium eines etwas älteren Weibchens.
Fig. 3. Zwei verschmelzende Ovogonien (Eosin).
Fig. 4. Teil eines Ovars mit Ovogonien in verschiedenen Verschmelzungsstadien. Zeitliche Reihenfolge der Stadien a, b, c.
Fig. 5. Teil eines Ovars. Anfangsstadium der Ovocytenbildung.
Fig. 6. Zwei Ovogonien, deren Kerne noch getrennt im schon vereinigten Protoplasmaleib liegen.
Fig. 7. Ovocyte kurz vor ihrer Fertigstellung. Dotterhaut teilweise gebildet (Eosin).
Fig. 8. Keimbläschen einer Ovocyte, die ihr Wachstum durch Verschmelzung beendet hat.
Fig. 9. Keimbläschen einer Ovocyte, die fast fertig zum Beginn der ersten Reifungsteilung ist (Eosin).

Aus dem Laboratorium des Marinehospitals in St. Petersburg.

Histologische Untersuchungen über das Muskelgewebe.

II. Die Myofibrille des embryonalen Hühnerherzens.

Von

Dr. Gustav Schlater.

Hierzu Tafel III und IV.

In meiner ersten Arbeit über die Myofibrille, welche meine Untersuchungen über das Muskelgewebe eröffnete,[1]) kam ich zu einer ganz bestimmten Vorstellung vom Bau der Myofibrille embryonaler Skelettmuskulatur, und wies darauf hin, dass der Begriff der Myofibrille, als histologischer Einheit, streng definierbar ist, und die Myofibrille einen vollkommen ausgesprochenen Bau besitzt, dessen Grundprinzip ich mehr oder weniger klargelegt zu haben glaube. Nun lag die Frage nahe, ob das von mir entworfene Schema der Myofibrillen-Struktur voll und ganz auch auf die Myofibrille des Myocards anwendbar ist, oder ob die Herzmuskulatur irgendwelche prinzipiellen Abweichungen und Modifikationen desselben aufweist. Diese Frage musste beantwortet werden, bevor an eine Analyse der weiteren feineren Strukturdetails zu denken war, da ja, wenn sich die Myofibrille des Herzens nach einem anderen Typus gebaut erweisen sollte, meine Vorstellung eine irrige sein musste, und alsdann weitere Untersuchungen die Divergenz ausgleichen oder die Fehlerquelle klarlegen müssten. Es wäre ja logisch kaum anzunehmen, dass die Myofibrille des Herzmuskels, welcher ja ein echter sogen. quergestreifter Muskel ist, nach einem anderen Prinzipe, als die Myofibrille der Skelettmuskulatur, gebaut wäre. Gewisse, uns zu Gebote stehende Literaturangaben ziehen diese Möglichkeit auch stark in Zweifel. Andererseits ist die Vermutung nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, dass sich im Myocard gewisse Modifikationen des Fibrillenbaues, jedoch mit Wahrung

[1]) G. Schlater: „Histologische Untersuchungen über das Muskelgewebe.“ I. Die Myofibrille des Hühnerembryos. Mit 3 Tafeln und 2 Textfiguren. (Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 66, 1905).

des Grundtypus, herausgebildet haben könnten, da ja der Herzmuskel so manche anatomische Sonderheiten aufweist und sein embryonaler Ursprung ein anderer ist.

Derselbe, in Sagittalschnitte zerlegte, siebentägige Hühnerembryo (B), welcher als Objekt meiner ersten Arbeit diente, bildet den Ausgangspunkt auch vorliegender Untersuchung. Nur vergleichshalber wurden Embryonen anderen Alters verwertet, so z. B. ein $2^1/_2$ tägiger und ein 17 tägiger Embryo. Ein Schnitt des Objektträgers Nr. 76 (Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain) des siebentägigen Embryos ist auf Taf. III, Fig. 1 in natürlicher Grösse abgebildet. Das Herz ist in Form eines kleinen konischen Säckchens vor der Leberanlage und unter der, als schwarze Linie erscheinenden, Aorta deutlich zu sehen. Schon eine schwache Vergrösserung (Obj. A A, Comp.-Ocul. 4, Fig. 2, Taf. III) zeigt eine ziemlich mächtige Fibrillenentwicklung, welche sich dadurch kundgibt, dass auf dem hellgrauen Grunde des Myocards dunkle bis schwarze, wellenartig geschlungene, stellenweise zu mehr oder weniger mächtigen Bündeln geordnete, Linien in annähernd paralleler Richtung dahinziehen. Die Myofibrillenbildung geht anscheinend mehr oder weniger gleichmässig im ganzen Myocard vor sich, welches als einheitliche Muskelanlage aufzufassen ist. Fig. 3, Taf. III zeigt das Bild bei Betrachtung mit dem Trockensystem 4,0 mm, Apert. 0,95; Compens.-Ocul. 4. Vergebens würde man in diesem Stadium nach streng abgegrenzten „Muskelzellen" suchen, desgleichen in früheren und auch späteren Embryonalstadien. Muskelzellen (Myoblasten), wie wir sie, wenn auch in schwacher Ausbildung[1]) in den Skelettmuskel-Anlagen vorfinden, sind nicht zu unterscheiden. Das ganze Myocard stellt ein

[1]) In meiner ersten Arbeit (l. c.) spreche ich von „Myoblasten", welche in den Anlagen der Skelettmuskulatur zu sehen sind. Streng genommen haben wir auch hier keine „Muskelzellen" vor uns. Schon das sehr verschiedene Aussehen der „Myoblasten" ruft Bedenken wach. Oft laufen die Primitiv-Muskelfäserchen durch mehrere „Myoblasten" hindurch, welche zu einem unregelmässigen Protoplasmabande mit eingestreuten Kernen vereint sind. Und die einzeln auftretenden „Myoblasten" wieder, unterscheiden sich durch nichts von den „Zellen" des embryonalen Grundgewebes. Das Bild von besonderen Muskelzellen wird eben durch die in gewisser Richtung verlaufenden und durch die „Zellen" des embryonalen Gewebes dahinziehenden Myofibrillen, Primitivfäserchen und Muskelfäserchen, hervorgerufen. Ausserdem ist die Histogenese der Myofibrille noch vollkommen unklar.

Syncytium dar, in welchem ellipsoidförmige Kerne eingebettet sind. Diese Tatsache ist durch die Arbeiten der letzten Zeit festgestellt (Godlewsky jun., M. Heidenhain u. a.) und ich kann sie bekräftigen. Und wenn schon eine eingehende Analyse der Strukturverhältnisse im ausgebildeten Myocard der Amniota[1]) bewiesen zu haben scheint, dass die seit der klassischen Arbeit von C. Eberth („Die Elemente der quergestreiften Muskeln." Virchows Archiv, Bd. 37, 1866) für „Muskelzellen" angesehenen Myocard-Fragmente durchaus nicht Zellen gleichwertig sind,[2]) so bietet uns das embryonale Myocard (meine Erfahrung erstreckt sich auch auf menschliche Embryonen) den entschiedenen Beweis dafür. Und gegenwärtig vermeiden es schon die meisten Histologen, von „Herzmuskelzellen" zu sprechen, während die in der theoretischen Histologie nicht immer sattelfesten Pathologen noch öfters mit „Herzmuskelzellen" umgehen. Natürlich ist ja im Grunde auch das Myocard, gleichwie alle Organe und Gewebe, wahrscheinlich aus einem bestimmten Zellenkomplex hervorgegangen; die allerersten Momente der Differenzierung desselben sind aber meines Wissens noch nicht histologisch verwertet worden; und schon das Herz eines 2½ tägigen Hühnerembryos (das jüngste, welches ich untersuchte) zeigt keine Spur von „Herzmuskelzellen". Auf den Fig. 1 und 4, Taf. IV, welche aus dem Herzen des siebentägigen Embryos stammen, können wir

[1]) Ich sage „der Amniota", weil der Bau des Myocards der niederen Wirbeltiere (Anamnia) in dieser Hinsicht noch eingehender studiert werden muss. Es besteht noch die Ansicht, dass, während das Myocard der Amniota keine „Herzmuskelzellen" aufweist, dasjenige der Anamnier aus echten Herzmuskelzellen zusammengesetzt sei. Ohne auf diese Frage einzugehen, weise ich nur darauf hin, dass meine Präparate, z. B. des Herzens von Salamandra macul., es kaum zulassen, auch hier von „Herzmuskelzellen" zu sprechen. Allein, eine mit den erprobtesten Untersuchungsmethoden ausgeführte vergleichend-histologische Untersuchung des Myocards wäre warm zu begrüssen.

[2]) Wie eng die verschiedenen Zweige biologischer Forschung miteinander verzweigt sind, ist z. B. aus der von mir Ende vorigen Jahres veröffentlichten Arbeit über die Fragmentation des Herzmuskels zu ersehen. Zwei Fälle plötzlichen Todes gesunder Subjekte, welche sich mir zufällig darboten, zeigten, dass eine Analyse der pathologischen Erscheinungen im Myocard einen indirekten Beweis gegen die Eberthsche Muskelzellen-Theorie liefert. (G. Schlater: „Einige Betrachtungen über die sogen. Fragmentation des Herzmuskels." Centralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat., Bd XVI, 1905).

mit dem besten Willen keine Zellgrenzen unterscheiden. In einer „protoplasmatischen“, von freien lakunenartigen Räumen durchsetzten Grundmasse sind die freien Kerne gelagert. Das Syncytium ist durchsetzt von Myofibrillen, welche dasselbe in den verschiedensten Richtungen als isolierte, oder zu Primitivfäserchen, oder ganzen Bündeln vereinte Fibrillen durchziehen. Jegliche histogenetische Abhängigkeit der Myofibrillen und Fasern von territorialen Abgrenzungen, die man für den Zellen gleichwertige Gebilde halten könnte, fehlt vollkommen. Die Myofibrillen scheinen frei im syncytialen Myocard zu entstehen. Aus welchen Strukturelementen die Myofibrillen sich entwickeln, ist freilich noch eine ungelöste Frage.

Obschon die Myofibrillenbildung im siebentägigen embryonalen Myocard bereits eine sehr rege ist, und, wie die Abbildungen lehren, das ganze syncytiale Gewebe von ihnen dicht durchwebt ist, so zeigt doch ein Blick, z. B. auf Fig. 4, Taf. IV, dass das ganze Gefüge der Myofibrillen ein noch sozusagen lockeres ist, dass sie sich noch nicht zu den typischen Herzmuskelfasern vereint haben. Dementsprechend erweist es sich (bei starken Vergrösserungen), dass ihre Querverbindungen (Z-Microsomen und Linien, „Zwischenmembran“ nach M. Heidenhain) noch sehr schwach entwickelt sind und auch die interfibrilläre Substanz noch nicht so stark hervortritt. Das Myocard eines 17 tägigen Embryos weist einen viel grösseren Reichtum an Myofibrillen auf; dieselben sind schon regelrechter in Längsbündel geordnet; jedoch auch hier treten im mikroskopischen Bilde die Querverbindungen zurück und die Myofibrillenbündel behalten ihren embryonalen Charakter. Wenn wir jetzt das Herz eines $2^1/_2$ tägigen Embryos betrachten, welches noch vollkommen dem verdickten und erweiterten Herzschlauch gleicht, gewahren wir noch verhältnismässig wenige, meistens kurze, im Myocard ganz unregelmässig zerstreute Myofibrillen, d. h. solche Fibrillen, welche ihrem färberischen Verhalten dem Eisenhämatoxylin gegenüber zweifellos als Myofibrillen angesehen werden können.

Jedes Gesichtsfeld eines beliebigen embryonalen Stadiums ist zur Analyse der feineren Strukturverhältnisse geeignet. Primitivfäserchen und isolierte Myofibrillen haben dasselbe Aussehen wie in den Skelettmuskel-Anlagen. Auch hier zeigen die Primitivfäserchen (bei schwächerer Vergrösserung) eine metamere

Reihenfolge, eine Kette von schwarzgefärbten länglichen Vierecken, welche den Q-Elementen entsprechen. Fig. 6, Taf. III, Fig. 2 u. 5, Taf. IV veranschaulichen das Gesagte. In meiner ersten Arbeit wies ich darauf hin, dass sich die schwarzen Vierecke, bei starken Vergrösserungen betrachtet, verhältnismässig leicht als aus zwei parallelen Stäbchen oder vier granulaartigen Gebilden bestehend erweisen; dass sich das Primitivfäserchen verhältnismässig leicht als eine Kette von metamer gereihten „Tetraden" (N. Kornilowitsch) erweist. Im Myocard liegen die Verhältnisse etwas anders. Hätte uns nicht vorerst das Studium der Skelettmuskel-Anlagen zu einer klaren Vorstellung vom Bau der Myofibrille verholfen, so wären die betreffenden Strukturverhältnisse im Myocard sehr schwer mit genügender Beweiskraft klarzulegen. Die Sache ist die, dass sogar bei starken Vergrösserungen, siehe z. B. Fig. 2 u. 5, Taf. IV, die vermeintlichen schwarzen Vierecke sich als solche zeigen und nicht als „Tetraden" zu erkennen sind. Das schon früher gewonnene Schema im Auge behaltend, gewahren wir freilich auch hier dieselben Strukturverhältnisse, aber erst nach einer langen und mühevollen Analyse derselben mit verschiedenen Systemen und bei Beobachtung verschiedener Bedingungen des Mikroskopierens. Fig. 2 u. 3, Taf. IV sind hierfür beweisend genug. Fig. 3a z. B. gibt eines von den in Fig. 2 abgebildeten Primitivfäserchen, annähernd in derselben Vergrösserung dargestellt, wieder, jedoch die feinsten Strukturverhältnisse zeigend, welche in Fig. 2 nicht zu differenzieren sind. Das Primitivfäserchen erweist sich aus zwei deutlich wahrnehmbaren Myofibrillen bestehend, welche Ketten von hantelartigen (schwarz gefärbten) Stäbchen oder Diplococcen darstellen, d. h. ganz denselben Bauplan zeigen, wie in der Skelettmuskulatur. Welches sind nun, fragt es sich, diejenigen Momente, welche einen Einblick in diese Strukturverhältnisse so sehr erschweren? Es scheinen meiner Meinung nach hauptsächlich zwei Faktoren im Spiele zu sein. Wenn wir uns vergegenwärtigen, dass die Grössen der einzelnen Strukturelemente der Myofibrille des Herzens geringere sind, als diejenigen, welche ich für die Myofibrille der Skelettmuskulatur angegeben habe (über das Resultat der Messungen siehe weiter unten) und weiterhin bedenken, dass wir es mit minimalsten, an der Grenze des Unterscheidungsvermögens stehenden Bildungen zu tun haben,

so wird es begreiflich, dass schon eine geringe Grössendifferenz die histologische Analyse erschweren oder erleichtern muss. Andererseits können hier auch physikalische Momente mitsprechen und auch eine grössere Affinität als in den Skelettmuskelanlagen der Interfibrillarsubstanz, sowie der Q-Elemente selbst, dem Eisenhämatoxylin gegenüber. Wie dem auch sei, wir überzeugen uns schliesslich doch, dass der Fibrillen-Bau derselbe zu sein scheint. Zuweilen erhalten wir auch hier Bilder, welche darüber keinen Zweifel bestehen lassen, so z. B. Fig. 5, Taf. III. Sehr überzeugende Bilder lieferten mir Präparate eines 17 tägigen embryonalen Hühnerherzens, und zwar Schnitte, welche vorerst mit Eisenhämatoxylin und sodann mit Eosin + Anilinblau gefärbt wurden. Es treten hier die Myofibrillen an manchen Stellen auffallend schön elektiv gefärbt hervor und liessen ihre Struktur mit vollster Deutlickeit erkennen. Fig. 6, Taf. IV gibt ein Beispiel davon. Einwandsfrei sind einige Präparate eines $2^1/_2$ tägigen Embryos. Es sind hier die Myofibrillen, wie schon gesagt, sehr spärlich; man trifft aber vollkommen isolierte, ganz frei im Syncytium gelagerte Fibrillen, welche manchmal, wenn auch selten, mit einer nicht besser zu erwartenden Elektivität hervortreten. Solche Bilder, wie z. B. Fig. 7, Taf. III, sind aber höchst selten.

Hier muss ich auf folgenden Umstand hinweisen. In seiner Arbeit: „Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen" (Anat. Anz., Bd. XVI, 1899) gibt M. Heidenhain eine Abbildung, welche das Myocard eines dreitägigen Entenembryos zeigt. Es ist eine Fülle von elektiv hervortretenden, isolierten und auf ein Paar Stellen zu Primitivfäserchen vereinten Myofibrillen zu sehen. Ohne das Bestehen solch eines Bildes beim Entenembryo absprechen zu wollen, kann ich nicht umhin, einiges Bedenken zu äusseren: erstens, ob es sich nicht um ein etwas älteres Stadium handelt, obschon es ja möglich ist, dass die Myofibrillenbildung gerade in dieser Periode mit solch ungeheuerer Energie vor sich geht, was auch wirklich der Fall zu sein scheint; und zweitens ist mir die Struktur der Myofibrillen etwas befremdend und zwar in folgender Hinsicht. M. Heidenhain bildet die Q-Elemente als wirkliche Stäbchen ab, welche an ihren Enden gar keine Verdickung zeigen, im Gegenteil stellenweise in ihrer Mitte unerhebliche Verdickungen erkennen lassen. Obschon solch ein Bild der Myofibrillenstruktur

schon mehreren, in der Literatur vorhandenen, Abbildungen entspricht, habe ich gezeigt, dass nur der erste Eindruck und eine oberflächliche Betrachtung uns eine Stäbchenform zeigen, und dass sich unter jeglichen Bedingungen das vermeintliche Stäbchen als ein hantelartiges, zwei vereinte Granula vortäuschendes, Gebilde erweist. Wenn ich nun bedenke, dass M. Heidenhains Abbildung uns die Myofibrillen in einer ungeheuer starken Vergrösserung vorführt, und dass sich dieser Forscher ja gerade in die sogenannten „Metastrukturen" vertieft hat, die Grenzen des „Histologischen" überschreitend, so kann ich es mir nicht erklären, wie ihm diese unumstössliche Tatsache entgangen ist. Dass hier die Fixierung im Spiele sei (bei M. Heidenhain — Sublimat, bei mir — O. Hertwigs Gemisch), ist kaum anzunehmen, da ich dieselben histologischen Differenzierungen auch an Sublimatpräparaten, aber an anderen Objekten, gesehen. Dass die Myofibrillenstruktur beim Entenembryo eine andere sei als beim Hühnerembryo, ist nicht möglich, da dieselbe, nach meiner Erfahrung und nach den Literaturangaben zu urteilen, in den verschiedensten Tierklassen eine gleiche zu sein scheint. Die einzig zulässige Erklärung finde ich darin, dass sich M. Heidenhain eine Analyse der Myofibrillenstruktur nicht zum Hauptziel seiner Forschung auf diesem Gebiete gemacht hat, infolgedessen die von mir festgestellte Differenzierung nicht beachtet und eine Abbildung dessen gegeben hat, was, wie ich hervorhob, nur der erste Eindruck ist. Andererseits zeigt M. Heidenhains Untersuchungsobjekt (Entenembryo) schon eine vollkommene Ausbildung derjenigen Mikrosomen, welche in der Mitte zwischen je zwei Q-Elementen liegen und sozusagen die Knotenpunkte, die Kreuzungsstellen der Myofibrillen mit den Querfibrillen z, darstellen. Ich konnte diese Microsomen im embryonalen Myocard des Hühnchens kein einziges Mal mit Sicherheit nachweisen, weder im zweieinhalbtägigen Embryo, noch in weit vorgeschritteneren Stadien, wie es z. B. Fig. 7, Taf. III, und Fig. 6, Taf. IV, belehren. Ich will damit durchaus nicht gesagt haben, dass M. Heidenhains Abbildung nicht das wirkliche mikroskopische Bild wiedergibt; etwas schematisiert scheint sie immerhin zu sein. Leicht möglich, dass der Entenembryo in dieser Hinsicht ein besonders günstiges Objekt ist; andererseits kann in dieser Frage die Sublimat-Fixation eine Rolle spielen; es ist

die Annahme nicht von der Hand zu weisen, dass die fraglichen Microsomen, welche ja meines Erachtens vorhanden sein müssen, nach Sublimat-Fixation das Vermögen erhalten, sich in ihren frühesten Differenzierungsstadien intensiv mit Eisenhämatoxylin zu färben, während andere Fixierungsmittel ihr Färbungsververmögen nicht erhöhen und die Microsomen erst im definitiven Herzmuskel hervortreten, welcher seine ontogenetische Entwicklung schon abgeschlossen hat. Allein, die Rolle des Sublimat in dieser Frage muss noch durch sorgfältiges Studium festgestellt werden. Was endlich die Querverbindungen z anlangt, so habe ich sie nicht mit Sicherheit nachweisen können, und scheinen sie im embryonalen Myocard des Hühnchens nicht ausgebildet zu sein; sie sind hier noch seltener nachzuweisen als in der Skelettmuskulatur; und auch M. Heidenhains eben besprochene Abbildung zeigt davon keine Andeutung.[1]) Es bestehen also noch gewisse ungelöste und unerkannte Momente in den Strukturverhältnissen der embryonalen Myofibrillen, welche aufgeklärt werden müssen.

Indem ich nun an eine detailliertere Besprechung des Myofibrillenbaues gehe, kann ich mich kurz fassen, da meine erste Arbeit und die der vorliegenden beigegebenen Abbildungen dieselbe wesentlich erleichtern. Ein Blick auf Fig. 5 u. 7, Taf. III, und Fig. 3 u. 6, Taf. IV, belehrt, dass wir im Herzen ganz dieselben Struktureigentümlichkeiten der Myofibrille vorfinden, wie in der Skelettmuskulatur. Die Q-Elemente sind ebensolche, sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbende, hantelartige Stäbchen, welche

[1]) Ich halte es für angebracht, meiner dritten Arbeit ein wenig vorzugreifen und darauf hinzuweisen, dass diese Strukturverhältnisse, d. h. die die Querverbindungen z und die Mikrosomen z betreffenden, bei menschlichen Embryonen in gewisser Hinsicht andere zu sein scheinen. Diese Elemente treten z. B. schon im Myocard eines dreimonatlichen Embryos scharf hervor, und verdecken sozusagen dadurch den Bau der Fibrillen selbst, wodurch das mikroskopische Bild ein anderes ist und man den ersten Eindruck bekommt, als seien die Myofibrillen des menschlichen Herzens anders gebaut, was in Wirklichkeit, wie wir sehen werden, nicht der Fall ist. Ich mache schon jetzt auf diesen Umstand aufmerksam, um möglichen Missverständnissen zuvorzukommen, welche bei denjenigen Forschern durch vorliegende Arbeit wachgerufen werden könnten, welche im Besitz von Präparaten des Myocards menschlicher Embryonen sind. In meiner dritten Arbeit werde ich vollkommen naturgetreue Abbildungen und eine eingehende Beschreibung der Verhältnisse geben.

in den meisten Fällen als Diplogranula, Diplosomen oder Diplococcen, erscheinen, was besonders schön Fig. 7, Taf. III, zeigt. Die ganze Myofibrille, deren Länge zuweilen eine bedeutende ist, stellt eine Kette solcher Doppelgranula dar. Auch hier sind die „Tetraden“ (N. Kornilowitsch) deutlich zu erkennen (siehe Fig. 3a u. 6, Taf. IV) und entstehen, wenn sich zwei Myofibrillen zu einer Primitivfaser zusammentun, oder umgekehrt, sich eine Myofibrille in zwei spaltet und so zur Primitivfaser wird. Dabei sind natürlich die Q-Elemente beider Myofibrillen einander sehr nahe und parallel gelagert, wodurch eben die zwei nebeneinanderliegenden Diplogranula das Bild von vier Granula vortäuschen können, welches eben N. Kornilowitsch in seiner inhaltsreichen Arbeit („Über den feineren Bau der kontraktilen Substanz der quergestreiften Muskeln einiger Tiere“, Jurjeff, 1903, russisch) mit der Benennung „Tetrade“ belegt. Die Verbindungsfäden, welche die einzelnen Q-Elemente zu einer Kette vereinen, und welche den J-Elementen der Querstreifung entsprechen, sind sehr dünn, färben sich sehr schwach stahlgrau, und sind höchst selten mit genügender Schärfe wahrzunehmen. Gewöhnlich sind sie fast gar nicht zu sehen, wie es z. B. Fig. 7, Taf. III, oder Fig. 6, Taf. IV, zeigen. Von den Q-Elementen selbst lässt sich nur das wiederholen, was in meiner ersten Arbeit gesagt wurde. Es sind wirkliche stäbchenartige Gebilde, welche an ihren beiden Enden mehr oder weniger stark granulaartig verdickt sind. Diese granulaartigen Bildungen (Q'-Elemente, oder Qd-Elemente der anisotropen Q-Streifung) färben sich intensiv schwarz, während der Verbindungsteil (Qh-Elemente der Querstreifung Q) viel dünner ist und sich schwächer tingiert. Meine Untersuchungen am embryonalen Hühnchenherzen beweisen und bekräftigen meine schon in der ersten Arbeit ausgesprochene Anschauung, nach welcher eine metamere Vereinigung der zu Doppelgranula differenzierten Q-Stäbchen durch feinste Verbindungsfädchen das Charakteristikum des Fibrillenbaues quergestreifter Muskulatur ist. In keinem Falle, weder an der Skelettmuskulatur noch im Myocard, habe ich irgend eine Ausnahme gesehen, d. h. immer hatten die Myofibrillen diesen Bau und nie konnte ich sie als Ketten von echten Granula anerkennen (N. Kornilowitschs Ansicht).

Es seien nun an dieser Stelle die Resultate meiner Messungen angeführt. Ich gebe, wie in der ersten Arbeit, annähernd die maximalen Grössen an. Die Länge von Q + J = ,155 μ; die Länge von Q = 0,9 μ; die Länge von J = 0,65 μ; der Querdurchmesser einer „Tetrade", d. h. der Primitivfaser = 0,65 μ. Ein Vergleich mit den für die Skelettmuskulatur angegebenen Grössen zeigt, dass die Längenmaße der einzelnen Strukturelemente der Myofibrillen des Herzens geringere sind, während die Dicke derselben um ein geringes grösser ist. Aber auch hier sinkt die Grösse der granulaartigen Q'-Elemente nicht bis zur Grenze des (nach der Abbéschen Formel bestimmten) Unterscheidungsvermögens hinab, da ihr Durchmesser nie unter 0,3 μ ist, auch dann nicht, wenn sie kaum zu sehen und entfärbt sind. Ich halte diesen Umstand in theoretischer Hinsicht für sehr wichtig, deshalb habe ich seiner hier erwähnt; eingehend wird darüber in meiner vierten Myofibrillen-Arbeit zu lesen sein.

Wie ich schon oben sagte, ist in der geringen Grösse der Myofibrillenelemente des Herzens einer der Momente gegeben,welche eine histologische Analyse der Strukturverhältnisse erschweren. Der Umstand nun, dass wir einerseits sehr schön elektiv hervortretende, meistenteils isolierte Myofibrillen finden (wie z. B. Fig. 5 u. 7, Taf. III, und Fig. 3 u. 6, Taf. IV), andererseits sehr oft solche Primitivfäserchen vor uns haben, welche als Ketten von schwarzen Vierecken erscheinen, und deren Zusammensetzung aus einzelnen Myofibrillen sehr schwer herauszusehen ist, lenkt unwillkürlich auf den Gedanken hin, es könnten diese Verhältnisse im Wachstum und im Spaltungsprozess (Vermehrung) der Myofibrille ihre Erklärung finden. Diese Vermutung ist um so zulässiger, als die am elektivsten hervortretenden Myofibrillen in den meisten Fällen die grössten und dicksten zu sein scheinen und dabei isoliert verlaufen. Es wäre in diesem Falle ja leicht begreiflich, dass sich zwei nebeneinander liegende, aus der Spaltung einer hervorgegangene, Myofibrillen intensiver färben könnten, d. h. das Eisenhämatoxylin stärker zurückhalten. Das so häufige Vorkommen solcher überfärbter Primitivfäserchen wäre durch die Intensität und Energie des Vermehrungsprozesses der Myofibrillen im embryonalen Myocard zu begreifen. Auf ein intensives Wachstum der Myofibrillen weisen die Grössen- und Formdifferenzen hin, welche die Strukturelemente der Myo-

fibrillen darbieten. Diese minimalen Differenzen sind kaum zu messen, jedoch bei einem aufmerksamen und eingehenden Studium der Präparate leicht zu konstatieren. Bald erscheinen die Q-Stäbchen kürzer, bald mehr in die Länge gezogen; die granulaartigen Q'-Elemente — bald grösser, bald kleiner, bald wirklichen Granula ähnlicher, bald Ellipsoide darstellend; bald sind sie einander näher gerückt, wobei das Verbindungsstück kürzer, dicker und dunkler erscheint; bald wieder weiter auseinander gerückt, wobei das Verbindungsstück deutlicher hervortritt. Die verschiedenen Kombinationen aller dieser Veränderungen geben verschiedene Bilder. Nur die Länge der dünnen Verbindungsfäden, welche die Q-Elemente zur Kette verbinden, scheint die gleiche zu bleiben. Hervorgehoben muss aber werden, dass ungeachtet aller dieser, nicht zu messenden Veränderungen, der Bau der Q-Elemente immer derselbe bleibt: sie sind immer als hantelartige, Diplosomen vortäuschende, Gebilde zu erkennen. Wenn nun einerseits eine gleichmässige Grössenzunahme der Q-Elemente mit Bestimmtheit auf das Wachstum derselben hinweist, bieten meiner Ansicht nach die ungleichmässigen Veränderungen der einzelnen Differenzierungselemente der Q-Stäbchen einen gewissen Beweis für ihren kontraktilen Charakter. Es sind eben die unter dem Mikroskope kaum wahrnehmbaren Veränderungen der spezifisch kontraktilen Differenzierungen, welche eine Kontraktion der Myofibrille begleiten. Wenn sich nämlich das Q-Stäbchen verkürzt, verdickt, und die granulaartigen Q'-Elemente eine ausgesprochene ellipsoide Gestalt annehmen; oder umgekehrt, wenn sich das Q-Stäbchen verlängert, verdünnt, und die ellipsoiden Q'-Elemente wirklichen Granula mehr gleichen, so kann ich diese Erscheinungen nur mit der Kontraktion und dem Erschlaffen der Myofibrille in kausalen Zusammenhang bringen. Wie in der Skelettmuskulatur, so auch hier, sind die Q'-Elemente keine echten Granula; sie sind ellipsoidale Differenzierungen der Q-Stäbchenenden; auch hier gelingt es zuweilen, einwandsfrei zu demonstrieren, dass diese Ellipsoide einen sehr kleinen scharfen Winkel mit der Längsachse der Myofibrille bilden. Die geschilderten Gestaltveränderungen der Q-Stäbchen, im Zusammenhange mit der ellipsoiden Form der Q'-Elemente und ihrer Neigung zur Längsachse, lassen in mir keinen Zweifel darüber obwalten, dass auch die Myofibrille des Herzens nach demselben Prinzip wie in der

Skelettmuskulatur gebaut ist. Es muss nämlich das vermeintliche Q-Stäbchen eine kurze, schwach gewundene Spirale mit verdickten Enden vorstellen und demnach die Myofibrille als eine Kette von kurzen Spiralen aufgefasst werden. Anders wäre das Geschilderte nicht verständlich. Wir müssen aber im Auge behalten, mit was für geringen Grössen wir es zu tun haben, deren Grössen-Differenzen und Grössen-Veränderungen, welche als kontraktile aufzufassen sind, mit dem besten Willen nicht gemessen werden können: sie bewegen sich alle in gewissen Grenzen, welche den Wachstumsgrenzen der Myofibrillen entsprechen. Eine Differenzierung also dessen, was kontraktile Veränderung, was Wachstum ist, ist kaum möglich.

In meiner ersten Myofibrillenarbeit stellte ich die Tatsache fest, dass die Primitivfäserchen („Muskelsäulchen") der Skelettmuskulatur aus vier parallel verlaufenden Myofibrillen zusammengesetzt sind, welche in einer besonderen interfibrillären Substanz gelagert sind und durch die Querverbindungsfäden zu einer histologischen Einheit höherer Ordnung vereint werden. Im Myocard scheinen in dieser Beziehung andere Verhältnisse vorzuliegen. Nicht vier, sondern nur zwei Myofibrillen scheinen ein Primitivfäserchen zu bilden, wenigstens konnte ich in keinem Falle eine Zusammensetzung derselben aus vier Myofibrillen nachweisen. Nie war auch eine Andeutung einer dritten oder gar vierten Myofibrille nachzuweisen, welche in demselben Streifen interfibrillarer Substanz, den übrigen parallel, gelagert wäre. Dabei finde ich nicht nur im embryonalen Myocard diese Verhältnisse vor; sie scheinen auch im ausserembryonalen Myocard, z. B. des Menschen, vorzuliegen. Eine Verbindung zweier Myofibrillen, durch Vermittlung der Interfibrillarsubstanz zu einer architektonischen Einheit, scheint also das Charakteristikum des Primitivfäserchen-Baues des Myocards zu sein, im Gegenteil zur Skelettmuskulatur, wo die Primitivfäserchen aus vier Myofibrillen aufgebaut sind. Ausführlicher darüber werde ich jedoch in meiner vierten Myofibrillenarbeit berichten.

Was nun die Interfibrillarsubstanz anlangt, so ist sie im embryonalen Hühnerherzen noch schwach entwickelt. Besonders ihre Affinität zu den Farbstoffen ist noch wenig ausgesprochen, weniger als in der Skelettmuskulatur, ist aber dieselbe wie dort,

d. h. die Interfibrillarsubstanz nimmt in kombinierten Farblösungen immer den roten Farbstoff auf und erscheint bei entsprechender Einstellung als vollkommen homogener, leuchtend roter Streifen. Wenn nun auf das ganze Primitivfäserchen als solches das Augenmerk gerichtet wird, ohne von einer bestimmten Vorstellung von der Myofibrille auszugehen, und ohne die zusammengesetzte Natur der Primitivfaser zu beachten (es werden ja, wie bekannt, nicht selten die Begriffe „Myofibrille“ und „Primitivfaser“ verwechselt und identifiziert), so hat es den Anschein, als hätten wir eine metamere Reihenfolge von abwechselnd schwarzen (anisotropen Querstreifen Q) und leuchtend roten (isotropen Querstreifen J der Autoren) Gliedern vor uns. Wie ich in meiner ersten Arbeit anführte, hat dieses Bild schon so manchen Forscher irre geleitet. Wie aber aus all dem Gesagten hervorgeht, sind in Wirklichkeit die vermeintlichen (rot gefärbten) Querstreifen J gar keine Querstreifen der Muskelfasern, d. h. der kontraktilen Substanz; sie haben mit den histologischen kontraktilen Einheiten, mit den Myofibrillen, nichts zu tun. Die wirklichen, den Myofibrillen angehörenden, Elemente der sogenannte J-Querstreifen (die dünnen, kaum wahrnehmbaren Verbindungsfäden der Q-Stäbchen) durchziehen eben die leuchtend rot erscheinende interfibrillare Substanz in Gestalt von vier (in der Skelettmuskulatur) oder zwei (im Myocard), kaum zu sehender, nur zuweilen bei richtiger Einstellung leuchtend stahlgrau erscheinender Fädchen. Dadurch nun, dass die Q-Stäbchen viel dicker und schwarz gefärbt sind, und also zwischen ihnen viel weniger Interfibrillarsubstanz vorhanden ist, tritt die, den J-Streifen entsprechende Interfibrillarsubstanz sehr scharf hervor, und wir bekommen den oben beschriebenen Eindruck einer metameren Kette abwechselnd roter und schwarzer Querelemente, welche in Summa, wenn sich die Primitivfäserchen zu Fasern vereinen, den Schein von kontinuierlichen Querstreifen geben. Die Interfibrillarsubstanz erfüllt eben den ganzen Raum zwischen den zu einem Primitivfäserchen vereinten Myofibrillen.

In meiner ersten Arbeit wies ich darauf hin, dass die von mir beschriebene Struktur der Myofibrille schon von mehreren Forschern gesehen, nicht aber analysiert und gewürdigt worden ist. Ich folgere das teils aus Abbildungen ohne Beschreibung, teils aus kurzen Beschreibungen ohne Abbildungen. Es war mir

leider damals ein interessanter Aufsatz von Prof. A. Prenant entgangen, welcher im Jahre 1904 erschienen ist. Dank der Liebenswürdigkeit des Autors, welcher mir seine betreffenden Aufsätze zusandte, kann ich jetzt auf zwei höchst interessante Abbildungen hinweisen, welche in einer seiner kritischen Abhandlungen zu finden sind (A. Prenant: „Revues critiques. IV Questions relatives aux cellules musculaires. IV La substance musculaire. Structure de la substance musculaire. Fibrilles (Suite).“ Archives de Zoologie expérimentale et générale. Tome III, Notes et revue, N. 2, p. XXII—XXXVIII, 1904). Die eine der Abbildungen (Fig. 1) zeigt eine Muskelfaser aus dem Thorax von Ocypus olens in einer Vergrösserung von 750 dargestellt, welche an einer Stelle isolierte Myofibrillen zeigt, deren Bau vollkommen meiner Beschreibung entspricht (Behandlungsweise: Alkohol, Hämalaun, Glyzerin). Fig. 3, welche eine Muskelfaser aus einer Larve von Microgaster glomeratus in einer 1500 fachen Vergrösserung zeigt, ist noch demonstrativer. Die schwarzgefärbten, hantelartigen, Doppelgranula vortäuschenden Q-Stäbchen treten mit einer grossen Schärfe hervor (Behandlungsweise: Bouins Gemisch; Eisenhämatoxylin, Eosin). Auch die feinen Verbindungsfädchen, welche die Q-Stäbchen zur Myofibrille vereinigen, sind deutlich zu erkennen. Dieselben sind aber sehr lang, um mehrere Mal länger als die Q-Elemente; ausserdem sind in der Fig. 3 noch weitere, der Arthropoden-Muskelfaser eigene Differenzierungen der Myofibrille dargestellt. Leider spricht A. Prenant im Texte fast nichts über die Myofibrille selbst, er analysiert nicht ihren Bau, und er leitet sogar seinen Aufsatz mit folgenden Worten ein: „Les fibrilles qui forment la substance musculaire dans les fibres dites striées de beaucoup d'invertébrés sont encore trop imparfaitement étudiées pour qu'on puisse se prononcer sur leur véritable nature. Il est possible que, dans de nombreux cas, ces fibrilles soient simplement hétérogènes, c'est-à-dire qu'elles se composent d'articles alternativement clairs et obscurs, incolores ou colorables.“ Eins steht fest, nämlich, dass A. Prenants Präparate meine Befunde über die Struktur der Myofibrille glänzend zu beweisen und zu bestätigen scheinen.[1])

[1]) Die höchst wichtigen und interessanten Untersuchungen von Prof. T. Marceau (1903 u. 1905) werde ich in meiner dritten Myofibrillenarbeit ausführlich besprechen.

Wenn ich nun einen Überblick über die von mir am embryonalen Myocard des Hühnchens erhobenen Befunde tue, so können dieselben in folgenden Sätzen ihren Ausdruck finden.

1. Als histologische, spezialisierte Einheit des Myocards muss die histologische Myofibrille betrachtet werden, deren morphologische Differenzierung, deren Bau im Prinzipe ganz derselbe ist, wie in der Skelettmuskulatur; d. h. die Myofibrille des Herzens stellt eine Kette von metamer gereihten, durch feinste Verbindungsfäden zusammengehaltenen, kurzen, an ihren Enden stark granulaartig verdickten, und um ihre Achse leicht spiralig gewundenen Stäbchen dar, welche die spezifischen kontraktilen Elemente sind (Q-Elemente). Die Grösse der einzelnen Differenzierungen der Myofibrille bewegt sich auch hier in gewissen Grenzen, ohne aber unter ein Minimum herabzusinken.

2. Ein Unterschied von der Skelettmuskulatur, welcher aber durchaus nicht prinzipieller Natur ist, scheint darin zu bestehen, das die Differenzierungselemente der Myofibrille des Herzens etwas kleiner sind, was die oben angeführten Resultate meiner Messungen beweisen.

3. Ein weiterer Unterschied, welcher aber nicht den Bau der Myofibrille selbst betrifft, besteht darin, dass das Primitivfäserchen („Muskelsäulchen") nur aus zwei parallelen Myofibrillen aufgebaut ist, während es in der Skelettmuskulatur aus vier Myofibrillen besteht.

4. Weiterhin scheinen die Querverbindungsfäden Z („Zwischenmembran" nach M. Heidenhain), sowie Mikrosomen Z noch sehr schwach entwickelt zu sein, und auch die Interfibrillarsubstanz scheint etwas schwächer ausgebildet zu sein als in der Skelettmuskulatur.

5. Die geringere Grösse der einzelnen Differenzierungen der Myofibrille, im Zusammenhang mit einem anscheinend etwas stärkeren Zurückhalten des Eisenhämatoxylins seitens der Q-Elemente, sowie die geringere Ausbildung der Interfibrillarsubstanz und eine dadurch bedingte schwerere Extraktion des Eisenhämatoxylins aus dem Zwischenraume zwischen den Myo-

fibrillen, erschweren einen Einblick in die intimsten Verhältnisse der Primitivfäserchen-Struktur, und man gewahrt öfter als in der Skelettmuskulatur Ketten von schwer zu differenzierenden Vierecken.

Hiermit schliesse ich meine zweite Abhandlung über die Myofibrille ab. Einige Einzelheiten der Myofibrillenstruktur können eine eingehende und umfassende Besprechung erst später erfahren, wenn ich in meiner vierten Abhandlung über die ontogenetisch ausgebildete Myofibrille und Muskelfaser berichten werde. In den weiteren Plan meiner Untersuchungsreihe über das Muskelgewebe greifen noch folgende Fragen: Die Frage von den gegenseitigen Beziehungen zwischen den Myofibrillen und Bindegewebsfasern; die höchst interessante und in theoretischer Hinsicht wichtige Frage nach den gegenseitigen histologischen Beziehungen zwischen Myofibrillen und Neurofibrillen (in was für einer Beziehung zu den Myofibrillen stehen z. B. die sogenannten, hauptsächlich von italienischen Forschern beschriebenen, ultraterminalen Neurofibrillen?), und endlich die noch unaufgeklärte Frage von der Histogenese der Myofibrillen. Meine nächstfolgende, dritte Arbeit, wird sich aber, wie schon gesagt, vorerst noch mit der Myofibrille menschlicher Embryonen beschäftigen.

St. Petersburg, den 12. März 1906.

Erklärung der Tafeln III und IV.

Sämtliche Abbildungen sind mit dem Zeichenapparate Abbé-Zeiss, in der Höhe des Objekttisches, gezeichnet. Mikroskop C. Zeiss.

Tafel III.

Fig. 1. 7tägiger Hühnerembryo (B). Objektträger 76. Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain. Sagittalschnitt des Embryos in natürlicher Grösse. Es ist der Durchschnitt des Herzens sehr deutlich als kleines, vor der Leberanlage gelegenes, graues Säckchen zu sehen.

Fig. 2. Dasselbe Präparat. Nur das Herz abgebildet, wobei im Gesichtsfeld der Leberrand zu sehen ist. Objektiv AA; Comp.-Ocul. 4.

Fig. 3. Dasselbe. Stellt den auf Fig. 2 durch einen Kreis abgegrenzten Myocardabschnitt dar. Trockensystem 4,6 mm, Apert. 0,95; Comp.-Ocul. 4.

Fig. 4. Dasselbe. Stellt den auf Fig. 3 begrenzten Abschnitt des Myocards dar. Homog. Immers. 1,30; Comp.-Ocul. 4.

Fig. 5 u. 6. Dasselbe. Einzelne Primitivfäserchen aus Fig. 4. Homog. Immers. 1,30; Comp.-Ocul. 12. In Fig. 6 sind die zwei oberen Primitivfäserchen deutlich als Ketten von metamer angeordneten, schwarz gefärbten, länglichen Vierecken (Q-Streifen) zu sehen, während das untere Primitivfäserchen schon eine Spaltung in zwei Myofibrillen erkennen lässt, welche oben schwach angedeutet ist. Dagegen zeigt Fig. 5 eine selten schöne elektive Darstellung der Myofibrillen. Die Zeichnung ist noch ein wenig vergrössert.

Fig. 7. $2^1/_2$ tägiger Hühnerembryo. Fixation in O. Hertwigs Gemisch, Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain. Nachfärbung mit Rubin S + Tropäolin 000. Sagittalschnitt. Mit grösster Schärfe heben sich dem hellen syncytialen Grunde zwei schön elektiv gefärbte, isolierte Myofibrillen ab; die obere geht schräg in die Tiefe, wodurch ihre zwei unteren Q-Elemente als graue Schatten zu sehen sind.

Tafel IV.

Fig. 1. 7 tägiger Hühnerembryo (B). Objektträger 143. Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain. Nachfärbung mit Picroindigotin + Rose bengale. Homog. Immers. 1,30; Comp.-Ocul. 4.

Fig. 2. Dasselbe. Der auf Fig. 1 abgegrenzte Abschnitt des Myocards. Homog. Immers. 1,30; Comp.-Ocul. 12. — Es sind zwei mitotische Teilungsfiguren zu sehen: ein Spirem und ein Diaster.

Fig. 3a u. 6. Dasselbe. Zwei isoliert dargestellte Primitivfäserchen, welche nach einer langen, eingehenden mikroskopischen Analyse deutlich ihre Zusammensetzung aus zwei Myofibrillen zeigten. Der erste Eindruck, auch mit den schärfsten Systemen und stärksten Vergrösserungen war der, welchen Fig. 2 getreu wiedergibt.

Fig. 4. 7 tägiger Hühnerembryo (B). Objektträger 55. Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain. Nachfärbung mit Eosin. Es ist deutlich der syncytiale Charakter des Myocards zu sehen.

Fig. 5. Dasselbe. Die auf Fig. 4 abgegrenzte Stelle. Homog. Immers. 1,30; Compens.-Ocul. 12.

Fig. 6. Schnitt durch das Herz eines 17 tägigen Hühnerembryos. Fixation in O. Hertwigs Gemisch. Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain. Nachfärbung mit Eosin + Anilinblau. Homog. Immers. 1,30; Comp.-Ocul. 12. Mit grosser Schärfe tritt die Struktur der elektiv gefärbten Myofibrillen hervor.

Beiträge zur Phylogenese des Grosshirns der Säugetiere.

Von

B. Haller

a. o. Professor der Zoologie an der Universität zu Heidelberg.

Hierzu Tafel V—VIII und 29 Textfiguren.

Dank der zahlreichen Untersuchungen auf dem Gebiete des Grosshirns der placentalen Säugetiere, die sich sowohl auf den Faserverlauf, auf die Struktur der verschiedenen Rindenteile als auch auf die Gestaltung der Grosshirnoberfläche ausdehnen, wobei den verschiedenen Gruppen immer mehr Aufmerksamkeit geschenkt wird, ist in der letzten Zeit die Kenntnis über das Säugetiergrosshirn in erfreulicher Weise vorgeschritten. Wenn dabei die vergleichende Methode auch nicht jedesmal die Führerrolle spielte, so ist das ja noch insofern nicht nachteilig geworden, als zu einer erspriesslichen Vergleichung zuvor ein gesichtetes Material zu gewinnen ist. Auch unsere Kenntnis über das Marsupialiergehirn ist gefördert worden, wenngleich sich diese einstweilen zum grössten Teil auch nur auf das makroskopische Verhalten beschränkt.

Ich verlegte mich auf die vergleichende Methode bei der Erforschung des Chordatengehirns (15, 16, 17), habe aber die phylogenetische Entfaltung des Grosshirns der Säugetiere bisher nicht in mein Arbeitsgebiet aufgenommen gehabt, sondern mehr nebenbei berücksichtigt. Nachdem ich jedoch das Gehirn eines Säugetieres, der Maus nämlich, bis in das genaueste verfolgt, wurde es mir umsomehr zum Bedürfnis mich über die Phylogenese des Grosshirns der Säugetiere zu orientieren, als manche Fragen im Laufe meiner Untersuchungen über das Mäusegehirn sich von selbst stellten. Ich erinnere an das schon lange vor mir vielfach erörterte Zustandekommen des Balkensystems, dessen Lösung ja noch immer aussteht. Aber auch andere Fragen, die freilich mehr weniger sich um die Balkenfrage schaaren, wie die Entfaltung der einzelnen Pallialgebiete, waren Veranlassung dazu, die Phylogenese des Säugetiergehirns zu verfolgen.

Obgleich die Absicht schon nach Veröffentlichung meiner Studie über das Mäusegehirn gefasst war, so musste die Ausführung aus mehr wie einem Grunde aufgeschoben werden. Vor allem handelte es sich um die Beschaffung eines umfänglichen Materials, dessen Schwerpunkt auf die Marsupialier und zwar auch auf embryologisches Material davon zu legen gewesen wäre. Dies Material zu beschaffen, war mir indessen rein unmöglich. Freilich nach der Einsicht in die Verhältnisse des Fledermausgehirns, das ja, wie schon Zuckerkandl erkannte, so viel Marsupialartiges aufweist, wurde es mir klar, dass wenigstens vom Auftreten des pallialen Balkens an auch ohne der Kenntnis der feineren Verhältnisse des Marsupialiergehirns die gestellte Frage, wenigstens bis zu einem gewissen Grade, erörtert werden kann.

So entstand vorliegende Abhandlung. Massgebend war mir dabei, dass sich schon in der Reihe der Chiropteren eine Entfaltung des Grosshirns einstellte, welche den allgemeinen Weg, den die Grosshirnentfaltung gewandert, anzeigt und, dass höhere Zustände doch anderen Orts als bei Beuteltieren zur Entfaltung gelangten.

Hierbei blieb das Erreichte hinter dem Erstrebten weit zurück. Dass ich aber trotzdem die Arbeit der Öffentlichkeit übergebe, erfolgt erstens, um meine bereits veröffentlichte Hirnstudien zu ergänzen, dann aber, weil ich einige Fingerzeige für die Richtung der Grosshirnentfaltung der Säugetiere gefunden zu haben glaube. Es beschränkt sich dabei meine Arbeit auf zwei Mikrochiropteren, dem Erinaceus und auf die Musteliden, ferner auf das Verwerten des durch Andere Errungene.

Die Gehirne wurden nach der Weigertschen Methode behandelt, und somit sah ich diesmals von feinen histologischen Details ab. Damit im Zusammenhange steht es auch, dass ich von der Darstellung der Einzelheiten absehe, da ich ja solche in meinen drei Hirnarbeiten gebracht und auch bei dem gesteckten Ziele dies nicht direkt für nötig erachtete. Auch darum schon, aber hauptsächlich um die Arbeit nicht unnötigerweise zu umfangreich zu machen, setze ich die Kenntnis meiner drei oben erwähnten Arbeiten voraus. Es hat dies seinen Sinn u. a. auch darin, dass ich die von mir gebrauchte Nomenklatur hier beibehalte und auch beibehalten werde, so-

lange, bis man mir die Unzulässigkeit einer solchen Handlung nachweisen wird, denn was bisher hierin geschehen, zeigt mehr für konservativen Hang am Althergebrachten, als für die Unzulässigkeit einer teilweisen Neubenamung.

Diese Letztere muss sich eben auf die volle Berücksichtigung niederer Zustände gründen, auf eine durchdachte vergleichend anatomische Methode, wobei aber von niedrigen Formen zu höhern aufzusteigen ist und nicht in völlig verkehrter Weise in entgegengesetztem Sinne, die Nomenklatur beim Menschengehirn einzusetzen.

Selbstverständlich war ich bemüht, die frühere Nomenklatur, wo nur möglich, beizubehalten und zu berücksichtigen, so weit es eben ging.

Heidelberg, im April 1906.

I. Spezieller Teil.

A. Chiropteren.

Wie aus der bisher ausführlichsten Mitteilung über Chiropterengehirn der von Dräsecke (8) hervorgeht, sind in den äusseren Zuständen der Hirne der Flattertiere grosse Unterschiede vorhanden, mit welcher Beobachtung der Befund Zuckerkandls (38) im Einklang steht, dass in der Balkenentwicklung der Chiropteren grosse Verschiedenheiten bestehen. Die niedersten Zustände zeigt Vesperugo, was auch aus der Mitteilung A. Ärnbäck-Christie-Lindes (1) hervorgeht, die ein sehr primäres Balkensystem bei dieser Form gefunden hat.

Die beiden Hemisphären des Grosshirns von Vesperugo haben, von oben betrachtet (Textfig. 1, A), eine an den beiden Polen etwas zugespitzte Form, wobei der Stirnpol etwas breiter ist. Es hat jede Hemisphäre eine dreieckige Form und folglich drei Seiten. Die äussere Seite hat eine etwas ausgeschweifte Form, indem sie gleich hinter dem Stirnpol sich etwas nach innen krümmt, um dann auf dem hinteren Ende wieder nach aussen konvex zu werden. Diese äussere Seite der Hemisphäre ist die längste. Die kürzeste ist die mediale Seite und die beiden Medialseiten der beiden Hemisphären berühren sich bis zur Epiphyse (ep), um hier dann jede in die hintere Seite zu übergehen.

Die hinteren Seiten der beiden Hemisphären gehen unter stumpfem Winkel auseinander, wodurch nicht nur die Vierhügel, sondern sogar die Epiphyse von den Hemisphären des Grosshirns unbedeckt bleiben. Es stehen dann die hinteren Pole der beiden Hemisphären vom übrigen Gehirne ziemlich weit flügelartig ab und berühren somit das Kleinhirn nicht.

Von Eindrücken an der Hemisphärenoberfläche ist nur wenig vorhanden. Am vorderen Pol ist ja ein sehr seichter Eindruck, in Form einer Querfurche vorhanden, der bei manchen Individuen eine nach vorne konvexe Biegung zeigt (f). Diese sehr seichte Furche biegt auch auf die mediale Fläche um, um dann dort allmählich zu verstreichen. Sie liegt hier genau an der Stelle, wo die Fissura hippocampi aufhört und somit der palliale Balken beginnt. Das äussere Ende der Furche (Textfig. 3 f) setzt sich somit auf die laterale Hemisphärenwand nicht fort.

An der lateralen Seite ist zwar die Fissura rhinalis lateralis angedeutet (Textfig. 3 frh. l), doch so seicht, dass sie mit der Lupe eben noch erkennbar ist, doch nicht bei allen Exemplaren. Eine Sylvische Furche oder auch nur eine Fossa konnte ich indessen nicht erkennen und liess sich eine solche auch auf den Schnittserien nicht feststellen. Dies ist umsomehr zu bemerken, als bei Vesperugo serotinus nach Dräsecke die Rhinalfurche gleich der Sylvischen Furche deutlich entfaltet ist.

Die Oberflächenverhältnisse der Grosshirnhemisphären von Vespertilio murinus zeigen in mancher Beziehung höhere Zustände gegenüber jenen von Vesperugo pipistrellus. Dies äussert sich vor allem darin, dass die mediane Seite der dreieckigen Hemisphäre, die sich mit der anderen Hemisphäre berührt, länger ist als bei Vesperugo pipistrellus und wodurch die Epiphyse, wie es scheint, auch bei allen übrigen Mikrochiropteren, verdeckt wird (Textfig. 1, B). Es haben sich somit die beiden Grosshirnhälften vergrössert und sind auch die beiden hinteren Pole mehr aneinander gerückt, wodurch von ihnen die seitlichen Teile des Kleinhirns berührt werden. Dieser Zustand ist, nach den Angaben und Abbildungen der Autoren geurteilt, ein sonst allgemeiner Zustand bei den meisten Chiropteren, und es bleiben nur die Vierhügel unbedeckt in niederen Zuständen, demgegenüber bei Pteropus die Vierhügel verdeckt

sind. Eine Ausschweifung der äusseren Seite der Hemisphäre unter dem Stirnpol ist nicht vorhanden bei Vespertilio und der hintere Pol erscheint wie abgestutzt.

Jene zentrale Furche am vorderen Grosshirnpol des Vesperugo pipistrellus vermisse ich bei Vespertilio, wie denn auch Flatau und Jacobsohn in ihrem verdienstvollen Buche (9) derselben keine Erwähnung tun. Bezüglich der Fissura rhinalis stimmen meine Beobachtungen mit jenen dieser Forscher insofern überein, als auch ich diese Furche S-förmig gekrümmt finde und auch eine Andeutung der Sylvischen Furche erkennen konnte (Textfig. 1, C frh. l). Diese Sylvische Furche ist hier

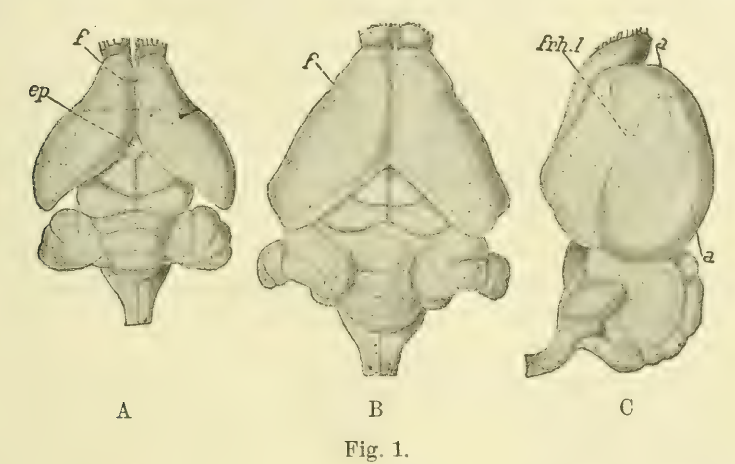


Fig. 1.

Gehirn A von Vesperugo pipistrellus von oben, B desgleichen von Vespertilio murinus. C = Gehirn des letzteren von der Seite. ep = Epiphyse. frh. l. = Fissura rhinalis lateralis. a, a bezeichnet die Schnittrichtung auf Tafel I.

eine beginnende — der Ausdruck „rudimentär" ist hier unstatthaft, da es sich ja nicht um Rückbildungen handelt, wie man denn hier auch von keinem rudimentären Balken reden kann — und reicht nicht bis zur oberen Seitenhälfte der Hemisphäre. Dort findet sich vielmehr eine sehr seichte andere Furche (Textfig. 1, B f.), welche mit der Sylvischen nicht zusammenhängt, und wohl mit der von Dräsecke mit α bezeichneten bei Cynonycteris und Dermatura gleichzustellen sein dürfte.

Flatau und Jacobsohn (l. c. pag. 211) beobachteten, dass die Rhinalfurche am vorderen Abschnitt des Schläfenlappens

sich verliert. Gleiches habe ich auch in vielen Fällen beobachtet, allein es gibt auch Exemplare, wie in dem von mir abgebildeten Falle, wo die Rhinalfurche, wenn auch noch seichter wie zuvor, sich entlang des grossen Schläfenlappens findet.

Bezüglich des Verhaltens der Fissura hippocampi an der medianen Hirnwand sind die Zustände bei beiden von mir untersuchten Chiropteren gleich. Es zieht mit dem Gyrus ammonis die Fissura entlang der ganzen medianen Seite der Hemisphäre (Textfig. 3, Fig. 1—3, Ga) bis zum Pallialbalkenbeginn und somit hat der Gyrus ammonis dieselbe grosse Ausdehnung wie an dem Hirne der Monotremen und der meisten Marsupialier. Es hört dabei der Gyrus ammonis vorne bei Vesperugo pipistrellus in der Weise auf, dass der glatte Gyrus dentatus (Textfig. 3, fd) von der Gegend der Commissura anterior an allmählich niedriger wird, bis sie endlich ganz aufhört. Dann bildet das Subiculum allein die Fortsetzung der Ammonsfalte, bis es auch bald darauf plötzlich endet. Dies erfolgt bei Vespertilio früher (Textfig. 4) als bei Vesperugo. Es endet auf diese Weise die Ammonsfalte knopfförmig gleich zu Beginn des pallialen Balkens. Dieses knopfförmig abgerundete Ende der Ammonsfalte hat Dräsecke bei Chiropteren gesehen und hält es für ein „Tuberculum fasciae dentatae" (l. c. pag. 454).

Eine Fissura splenialis, wie sie bei höheren Chiropteren mit entfalteterem Balken sich finden soll, findet sich entsprechend den niederen Zuständen des Balkens bei Vesperugo und Vespertilio nicht.

Die Fissura ammonis oder hippocampi hört jedoch mit seinem Gyrus nicht auf, sondern setzt sich auch noch weiter fort oberhalb vom Balken (Textfig. 4), hier die Grenze zwischen dem oberen Stirnhirnteil und dem sogenannten Gyrus subcallosus (s) bezeichnend, wie dies am besten auf Sagittalschnitten zu ersehen ist (Textfig. 2 A).

Auf dieses Verhalten möchte ich darum aufmerksam machen, da mit der Nachhintenverschiebung der Ammonswindung während der Phylogenese, infolge der höheren Entfaltung des Pallialbalkens die kontinuierliche Rinne eine Unterbrechung erfährt und während der hintere Teil als Ammonsfurche sich weiter erhält, wird der vordere Teil zur Fissura splenialis schon bei den höheren Formen der Mikrochiropteren. Bei den niederen

Formen aber ist die eben beginnende Fissura splenialis noch die vordere Fortsetzung der Ammonsfurche.

Die Ammonswindung, sehr mächtig, entsprechend dem niedrig phyletischen Zustand des Gehirns von Vesperugo und Vespertilio, nimmt einen ansehnlichen Teil des Grosshirns ein, denn sie bildet nicht nur allein die ganze hintere Seite der Grosshirnhemisphäre, sondern greift, etwas nach unten biegend, auch auf die innere Seite derselben über, um dann weit vorne, hinter dem beginnenden Pallialbalken zu enden (Figg. 1—3, 21). Es hat somit die Ammonswindung dieser beiden Fledermäuse eine gewaltig grosse Ausdehnung, wie wir dies sonst nur bei balkenlosen Säugetieren überall finden, allein diesen gegenüber — ich habe hier speziell die Monotremen, dann Pseudochirus und andere balkenlose Marsupialier im Auge — zeigt sich insofern schon eine Reduktion, als mit dem begonnenen Pallialbalken, die Ammonsfalte über diesem sich nicht mehr findet, da sie etwas nach rückwärts verschoben ward (Textfig. 2 A).

Bezüglich der Ventralseite des Grosshirns hätte ich dem bereits für die Chiropteren Bekannten wenig beizufügen. Bekanntlich ist für diese ein äusserst mächtiges Tuberculum olfactorium von mehr weniger kugelrunder Gestalt sehr bezeichnend. Der Fasciculus olfacto-corticalis inferior (Tractus olfactorius Autorum) muss diese mächtige Kugel förmlich umgreifen, um dann hinter ihm zum Corpus s. Ganglion mammillare zu gelangen. Es ist dies wieder ein Zustand, der an Monotremen und Marsupialier erinnert. Das Tuberculum olfactorium ist nur eine Bezeichnung der äusseren Form, in dem Tuberculum liegt ja das Ganglion arcae olfactoriae. Bei den beiden Chiropteren ist bereits das Ganglion (Textfig. 2, gao) in zwei hintereinander lagernde Abschnitte differenziert, in ein viel mächtigeres G. a. o. anterius und ein geringes G. a. o. posterius.

Nach dieser Schilderung möchte ich auf die strukturellen Zustände des Gehirns von Vesperugo und Vespertilio eingehen und sofort mit dem Balkenkomplex beginnen. Bevor ich dies aber täte, möchte ich zuvor der Klarheit wegen, um Missverständnisse zu vermeiden, zuerst den Begriff des Balkenkomplexes hier ins Gedächtnis wachrufen.

Ein Balkensystem des Säugetieres besteht aus einem dorsalen Kommissurenabschnitt, welcher von Querfasern gebildet wird, die die beiden Palliumhälften des Grosshirns, mit völligem Ausschluss der Ammonswindung, verbinden. Dieser ist das Corpus callosum. Ein zweiter Bestandteil des Balkens ist ein ventralwärts gelegener Abschnitt quergestellter Fasern: das Psalterium. Es verbindet die beiden Ammonswindungen unter einander. Während nun das Corpus callosum über das Septum pellucidum, einem Abkömmling der embryonalen Schlussplatte, gelegen ist, durchwebt das Psalterium jenes, im vorgeschrittenen Stadium sich an dessen hinteren Teil sammelnd. Im Septum pellucidum selbst zieht ein Fasersystem von basal- nach dorsalwärts. Es besteht dies aus dem vom Ganglion arcae olfactoriae herkommenden Tractus arco septalis (Tr. cortico-olfactorius Edingers, Riechbündel Zuckerkandls) und der Columna fornicis. Diese zieht vom Balkensystem in das Vereinsgebiet, jenes gelangt, oben jederseits sich zu einem Bündelsystem gruppierend, in die jederseitige Ammonswindung; das Bündelsystem heisst die Fimbria und nimmt eine ventrale Lage im Psalterium ein.

Das Balkensystem von Vesperugo pipistrellus wurde durch A. Ärnbäck (1) beschrieben. Nach ihr ist die obere Kommissur dieser Form keine reine Hippocampuskommissur mehr, sondern, da sie auch echte Pallialfasern führt, die vermischt mit den Hippocampusfasern sich in der Kommissur vorfinden, ein beginnender Balken und nimmt somit zwischen der oberen Kommissur der „Aplacentalier“ und dem Balken der Placentalier eine Zwischenstellung ein. Entsprechend diesen Verhältnissen erstreckt sich das Ammonshorn auch weit frontalwärts, beinahe soweit, wie bei den Aplacentaliern, „obgleich bedeutend reduziert“. Immerhin reicht die Ammonswindung frontalwärts bis vor die obere Kommissur hin und eine Grenze zwischen den Palliumfasern und jenen der Ammonswindungen soll nicht bestehen, da sie vermischt in der Kommissur sich finden sollen. Die erste Behauptung, wonach die Ammonswindung die obere Kommissur nach frontalwärts zu überholen sein würde, ist bereits weiter oben, bei der Beschreibung der makroskopischen Verhältnisse widerlegt worden, die Unrichtigkeit der zweiten Behauptung möge weiter unten gezeigt werden. Immerhin

gebührt Ärnbäck das unbestreitbare Verdienst, die obere Kommissur von Vesperugo als einen primären Balken zuerst erkannt zu haben.

Es ist der primäre Balken [1]) von Vesperugo pipistrellus nicht so schön gewölbt, wie Ärnbäck nach einem Sagittalschnitt ihn abbildet. Vielmehr ist die obere Fläche etwas abgeflacht und diese Fläche hat eine wenig nach kaudal- und ventralwärts geneigte Lage (Textfig. 2 A). An den beiden abgerundeten Ecken biegt dann dieser Teil des primären Balkens in einen vorderen (cc) und einen hinteren Schenkel (ps) nach ventralwärts, auf diese Weise das Septum pellucidum zwischen sich fassend.

Schon an Schnitten, die nur wenig von der medianen Sagittalebene entfernt sind, erkennt man, dass oberhalb des vorderen Schenkels, an der vorderen Biegung oder Ecke, in den primären Balken aus dem anliegenden Gyrus ammonis (ga) Fasern eintreten (f). Es sind dies also ein jederseits von der medianen Sagittalebene gelegenes Faserbündel. Schnitte, die nur etwas weiter lateralwärts geführt werden, zeigen deutlich (Textfig. 2 B), dass hier sowohl Fasern aus der Ammonswindung (fi), als auch solche aus dem Stabkranz des Palliums (cr') in den primären Balken eintreten, sich unter ihm im Septum pellucidum, dann jederseits zu einem lockeren, und infolge-

---

[1]) Einen solchen glaube ich für Reptilien nachgewiesen zu haben, wodurch S. Ramón y Cajals Angabe, durch die Commissura superior zögen Pallialfasern und die dadurch gerechtfertigte Annahme eines Balkens Bestätigung und Ergänzung fand. Obgleich dies, wie auch vieles andere, in meiner zitierten Arbeit dem spätern Untersucher des Reptiliengehirns doch bekannt sein sollte, hat Dr. L. Unger in Wien in zwei Arbeiten über das Vorhirn des Gecko (Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. 1904 und Anatom. Hefte, Bd. 31, Heft 94) — die allerdings nichts Neues von Bedeutung für das Reptiliengehirn liefern und eine reine Beschreibung ohne Reflexionen sind — es doch nicht der Mühe für Wert gehalten, sie zu berücksichtigen. Im Literaturverzeichnis wird meine Arbeit allerdings angeführt, doch welchen Sinn so etwas ohne Berücksichtigung der Befunde und Diskutierung der Deutungen hat, ist völlig unverständlich. Und doch hat Dr. Unger manches gebracht, was in meiner Arbeit ausführlichst behandelt worden ist. Er unterlässt eine zusammenhängende Besprechung der Literatur, weil dies bereits A. Meyer (1892) und Edinger (1896) ausführlichst getan hätten und glaubt damit eine einschlägige Arbeit von 1899 ruhig umgehen zu dürfen.

Soll dies ein förderliches, wissenschaftliches Verfahren sein?

dessen grossen Platz einnehmenden Fasersystem vereinigen, welches dann auf jeder Seite nach ventralwärts zu ziehend, als Columna fornicis hinter die Kommissura anterior gelangt.

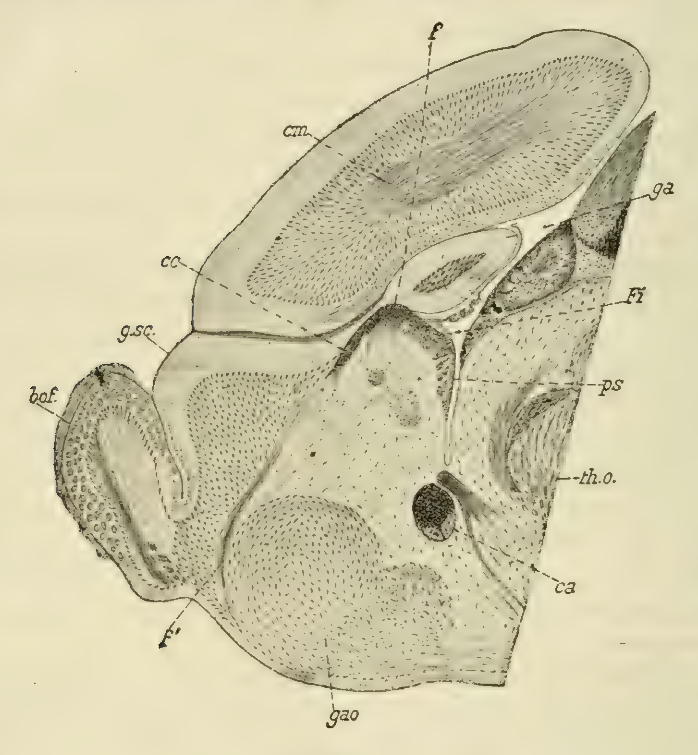


Fig. 2 A.

Vesperugo pipistrellus. Zwei Sagittalschnitte durch das Grosshirn und teilweise durch Thalamus und dem Vierhügel. A der Medio-Sagittalebene stark genähert. B etwas weiter lateralwärts von ersterem. bof. = Bulbus olfactorius; g. sc. = Gyrus subcallosus; cc. = Corpus callosum; ga. = Gyrus ammonis; ps. = Psalterium; th. o. = Thalamus opticus; ca. = Commissura anterior; gao. = Ganglion areae olfactoriae; f' = Bündel aus dem Balken zur Ventralrinde; f. = Fornixfasern; cf. = Columna fornicis.

Hierdurch ist schon genauester die Grenze angegeben, bis wohin der rein palliale Teil des primären Balkens reicht und wo der ammonale Abschnitt beginnt. Der vordere, vor jenem Bündelsystem der Columna fornicis gelegene Abschnitt ist der phyletisch spätere dorsale Teil des Balkens (cc), also jener, der ausschliesslich

nur Palliumfasern enthält. Die vordere Ecke (f) ist das spätere Balkenknie, der darauffolgende Teil das Psalterium, oder jener Teil des ammonalen Balkens, der ausschliesslich Verbindungsfasern zwischen den beiden Ammonswindungen führt und endlich der hintere Schenkel (Fi) der fimbriale Teil oder jener, der in die jederseitige Ammonswindung ziehende Riechbündelfasern aus dem Tractus areae-septalis enthält.

Die Querfasern in der pallialen Hälfte des primären Balkens sind nur gering an Zahl und verbinden ausschliesslich

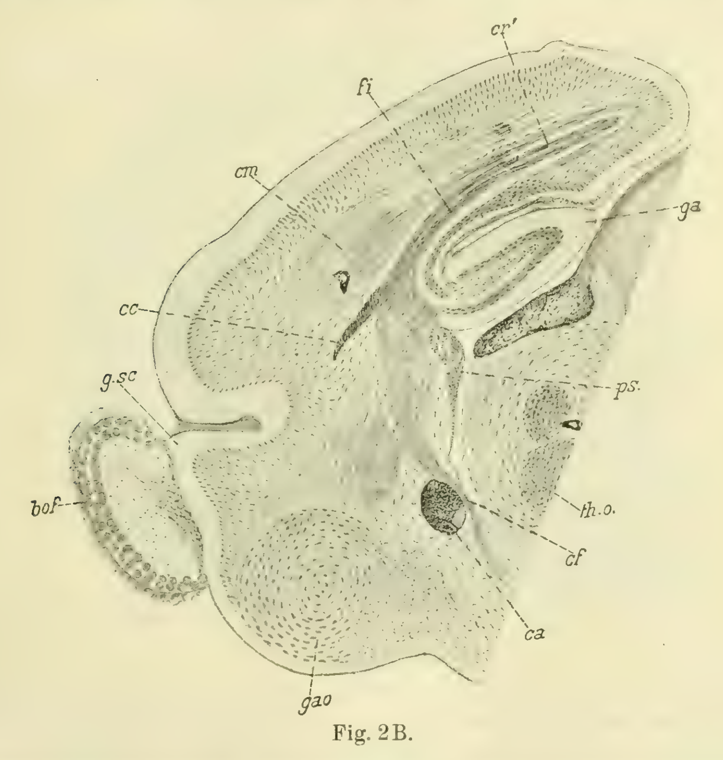


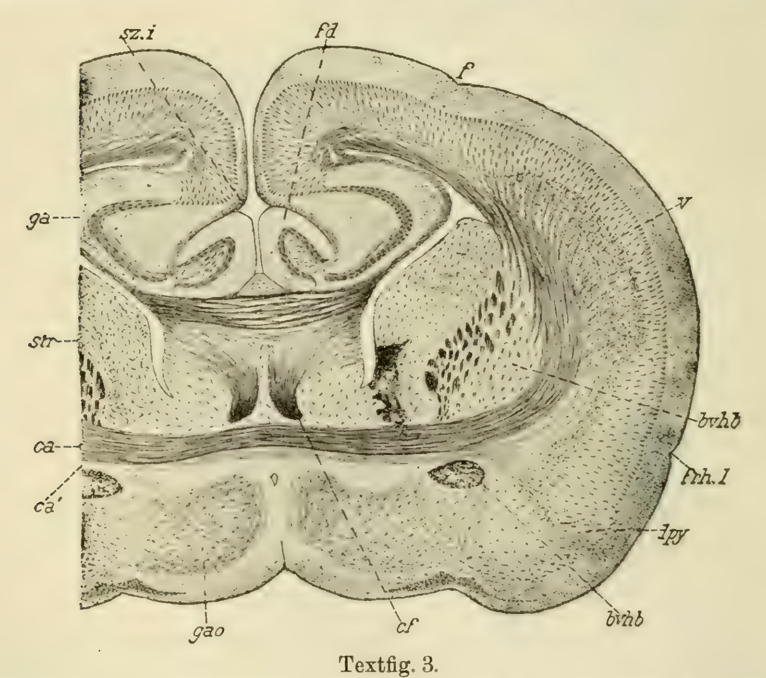
Fig. 2B.

nur die beiden Stirnpole der Grosshirnhemisphären unter einander, denn die Verbindung der ganzen übrigen, viel mächtigeren Pallialhälften geht hier noch durch die Commissura anterior.

Diese ist noch sehr mächtig (ca) und besteht, wie Sagittalschnitte lehren, aus einem oberen grobfaserigen und unteren

feinfaserigen Teil. Ersterer enthält die mehr ventral gelegenen Fasern des Tractus cruciatus olfacforii mihi (s. Figg. 9, 10), sowie die kommissuralen Stabkranzfasern für den obengenannten Teil des Palliums. Der feinfaserige Teil der vorderen Kommissur führt solche Fasern, die der Hirnbasis angehören.

Schon aus einem Querschnitte Frl. Ärnbäcks (l. c. Fig. 3) geht es deutlich hervor, welche grosse Massen von Pallialfasern die vordere Kommissur enthält. Auf einem Querschnitt, der Markscheidenfärbung erfuhr, und den ich auf Textfigur 3 abgebildet habe,



Textfig. 3.

Vesperugo pipistrellus. Querschnitt durch das Grosshirn, die Commissura anterior treffend. ga. = Gyrus ammonis; str. = Striatum (Nucleus caudatus); ca. = cortikale, ca' = basale Teil der Commissura anterior; gao. = Ganglion areae olfactoriae; cf. = Columna fornicis; bvhb. = basales Vorderhirnbündel; frh. l. = Fissura rhinalis lateralis; v. = primäres Inselgebiet; f. = frontale Furche.

sieht man die Pallialfasern (ca) in mächtigem Bündel unter dem Hirnmantel und dem Striatum (str) nach aufwärts biegen und fortwährend aus der lateralen Rinde bis weit hinauf Fasern aufnehmend, doch nie aus dem Striatum. Hinter dem vorderen

Stirnpol, also vom Beginn der Ammonswindung an, greifen solche Fasern bis in den dorsalsten Teil des Palliums hinauf, und nur der vordere Hemisphärenpol bleibt frei von ihnen, von dort aus kreuzen sich aber die Fasern in dem vorderen Schenkel des primären Balkens.

Die Breite des Stabkranzes der Corona radiata ist dorsalwärts noch gering, sie nimmt aber dann zu und erreicht ihre volle Breite schon an der lateralen Seite, denn hier nimmt sie besonders reichlich Fasern aus der lateralen Rinde auf. Jener markhaltige Plexus, der beim Menschen nach S. Ramón y Cajal (6) am oberen Rande der dritten Rindenschicht endet, aber bei niederen Säugern, sogar bei der Maus, mit dem darunter gelegenen Plexus eine einheitliche Lage bildet, findet sich ja auch in der ganzen Grosshirnrinde der Fledermäuse vor,

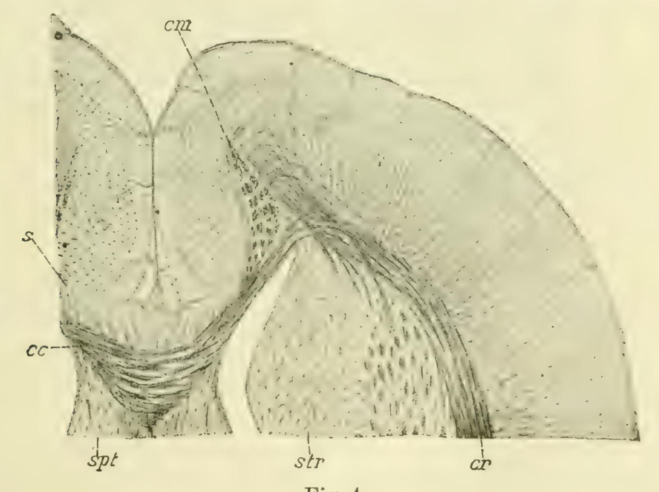


Fig. 4.

Vespertilio murinus. Oberes rechtsseitiges Stück von einem Querschnitte durch den vorderen Teil des Grosshirns. cc. = palliale Teil des Corpus callosum; spt. = Septum pellucidum; cm. — Cingularfasern; cr. = Corona radiata; str. = Striatum.

allein, es gibt eine Stelle, wo der ganze Plexus eine ungemein breite Lage in der Rinde vorstellt. Es liegt diese Stelle ober der Fissura rhinalis bei Vespertilio (auf Teztfig. 1 C, mit unterbrochener Linie), als auch bei Vesperugo (Textfig. 3, v) und dürfte eine ovoide Form haben, wobei ihr vorderes Ende in den Bereich des Stirnpoles hinein reicht, wie das hintere Ende in

jenes des Occipitalgebietes. Da sich hier in späteren phyletischen Stadien des Grosshirns, noch vor Beginn der Gyrencephalie, sich die Insel bildet und weiter differenziert, bringe ich diese Stelle in Beziehung mit der Inselbildung, wie ich es weiter unten noch zu begründen suchen werde, und nenne dieses durch das obengenannte Kennzeichen sich vortuendes Rindengebiet des lissencephalen Gehirns das primäre Inselgebiet.

Es nimmt dann in diesem primären Inselgebiet, das an Markscheidenfärbungen zu erkennen war, jenes markhaltige Flechtwerk der Rinde nach den Grenzen zu allmählich ab, wohl am rapidsten nach ventralwärts zu, wo noch einige Faserbündeln aus dem feinfaserigen Teil der Commissura anterior (Textfig. 3, ca') in ihn eintraten und diese Verbindung zwischen den beiderseitigen Inselgebieten erhält sich überall bei den Säugetieren. Ober diesem Gebiet sieht man viele Faserbündel aus der dorsalen Hälfte des Palliums kommend, nach innen biegen, wodurch sie die in der Corona radiata ventralwärts ziehenden Fasern kreuzen, und so in das Corpus striatum (str) gelangen; nie gelangen gekreuzte Fasern aus der Corona in das Striatum.

Der grösste Teil des feinfaserigen Abschnittes von der Commissura anterior (ca') gelangt in den ventralen Teil des lateralen Palliums.

Es mögen hier nun gleich anschliessend an Vesperugo die gleichen Einrichtungen bei Vespertilio zur Erörterung gelangen.

Wie ich schon weiter oben mitgeteilt habe, endet die Ammonswindung, nachdem die glatte Fascia dentata kurz vorher schon ihr Ende gefunden hatte, mit dem hinteren Ende des pallialen Balkenteils auf. Da nun dieser Balkenteil jederseits von der medialen Sagittalebene etwas länger als bei Vesperugo ist, so hört der Gyrus auch etwas weiter nach hinten auf. Ein Rückzug nach hinten hat sich hier somit Vesperugo gegenüber eingestellt mit der höheren Entfaltung des Balkensystems, ebenso wie gleiches sich auch bei Vesperugo eingestellt hat im Vergleich zu den Monotremen und vielen Marsupialiern.

Aber auch bezüglich der Form des Balkens zeigt sich ein weiterer Schritt nach vorwärts, denn die Form des Balkens bei Vespertilio im sagittalen Längsschnitte ähnelt eigentlich mehr jenem von Erinaceus, als dem von Vesperugo (vergl. Textfig. 2 A

mit Fig. 14 B und A). Vesperugo gegenüber zeigt sich der Unterschied darin, dass der Balken von hinten nach vorne zu, also in sagittaler Richtung zusammengedrückt ist, wodurch auch das Septum pellucidum höher, aber zugleich schmäler wird (vergl. Textfig. 3 und 4). Es würde also die Form des Balkens von Vespertilio eine etwa fingerförmige sein, wobei eine geringe Neigung des freien Endes nach kaudalwärts zu bereits vorhanden ist. Damit ist dann die Balkenform auch erreicht und es bedarf

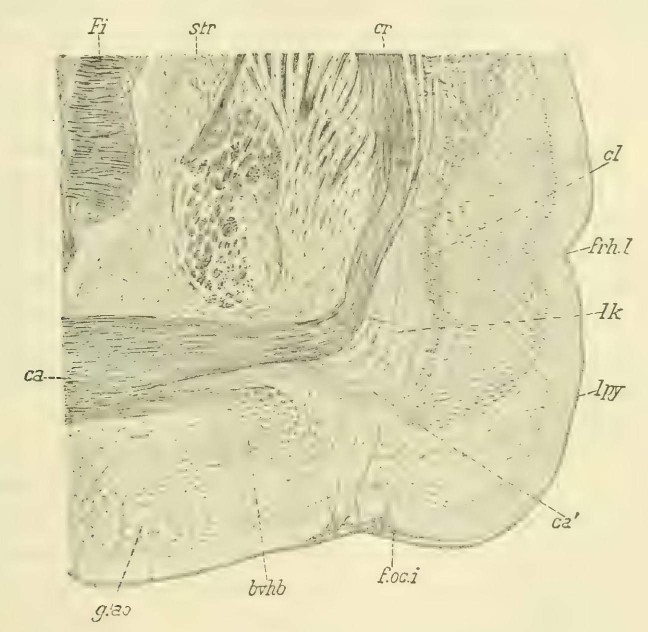


Fig. 5.

Vespertilio murinus. Unteres rechtsseitiges Stück von einem Querschnitte durch das Grosshirn mit der Schnittebene durch die vordere Commissur (ca). Fi. = Fimbrialfasern im Septum pellucidum; str. = Striatum; cr. = Corona radiata; frh. l. = Fissura rhinalis lateralis; ca' = basaler Teil der vorderen Commissur; f. oc. i. = Funiculus olfactorio corticalis inferior (Tractus olfactorius s. radix lateralis olfactorii Aut.); bvhb' = ein Teil des basalen Vorderhirnbündels; gao. = Ganglion areae olfactoriae.

nur der grösseren Neigung des noch aufrecht stehenden Balkens nach der horizontalen Ebene, um die Form, wie sie sich bei Erinaceus findet, zu erreichen.

Ein genauer Vergleich des Vespertiliobalkens mit dem von Vesperugo zeigt auch, dass der vordere Abschnitt des Balkens,

also der palliale Teil desselben (Fig. 14 B, cc), im Verhältnis zu dem ammonalen (ps) zugenommen hat. Es reicht ersterer genauestens bis zum freien Ende des Balkens, letzterer beginnt hier, also an dem Balkenknie. Der palliale Balkenteil nimmt, wie bei Vesperugo, Kreuzungsfasern aus dem Stirnhirne auf (Textfig. 4) und da der Stirnpol der Hemisphären im Vergleich zu Vesperugo etwas an Masse zugenommen hat, so ist die Zunahme dieses Balkenteils die Folge davon. Immerhin ist auch der Balken von Vespertilio nur ein beginnender, obgleich er dem von Vesperugo gegenüber schon phyletisch jünger erscheint. Infolge dieses Verhaltens zieht noch der grössere Teil der Pallialfasern durch die Commissura anterior zur anderen Hemisphärenhälfte. Der Querschnitt (Textfig. 5) belehrt uns darüber, der aber gleichzeitig auch zeigt, dass in der Commissura anterior doch nicht mehr so viele Pallialfasern enthalten sind, wie in jener von Vesperugo. Der Vergleich dieser Abbildung mit jener auf Textfig. 3 belehrt darüber; denn ist auch der als Corona radiata aufsteigende Schenkel (cr) der Commissura anterior (ca) noch sehr mächtig, so ist jener bei Vesperugo doch ansehnlicher. In dem basalen Teil der Commissur (ca') sind indessen die Fasern ebenso zahlreich als bei Vesperugo.

Betrachten wir nun das Verhalten dieses basalen Teiles der Commissura anterior genauer, so wie die Horizontalschnitte zeigen. Ein solcher, der durch den unteren Teil des Striatums geführt wurde, und somit knapp oberhalb der Commissura anterior gelegen ist (Fig. 8), lässt die Umbiegungsstelle der Corona radiata in das Commissurquerbündel erkennen (ca). Da zeigt es sich denn, dass hier die Commissur sowohl von der basalen Stirnpolhälfte der Hemisphäre, als auch aus dem Schläfenteile des Palliums Fasern bezieht. Es liegt hier der Übergang der Corona radiata in die Commissur gerade an einer muldenförmigen Einsenkung der lateralen Hemisphärenseite, an der etwas weiter nach basalwärts das obere Ende der Fossa Silvii liegt (Fig. 9, Fs), An guten markscheidegefärbten Präparaten zeigt sich nun, dass sich die Corona radiata etwas vor jener Stelle in eine äussere (Fig. 8) und eine innere Lamelle spaltet. Es steht dann die innere mit der Commissura antorior im Zusammenhang und biegt hinter dieser, sich immer mehr von der Pallialrinde entfernend, durch die basale Ganglienmasse nach kaudalwärts. Diese innere

Marklamelle hier (ce) grenzt dann diese basale Ganglienmasse in einen inneren, nach innen zu an das basale Vorderhirnbündel und die thalamocorticale Fasermasse (später innere Kapsel) grenzenden und einen äusseren Abschnitt, der oben von der äusseren Lamelle der Corona radiata (cl) umsäumt wird. Etwas weiter basalwärts (Fig. 9), wo bereits die sich kreuzenden Riechbahnen in die Commissura anterior gelangen, erkennt man, dass sowohl die äussere (cl), als auch die innere Marklamelle (ce) als Bogenfasersystem in die Commissur (ca) gelangen. Auch noch weiter unten ist dieses Verhalten zu erkennen (Fig. 10) und ist hier, wie schon zuvor, die äussere Ganglienmasse der Temporalgegend am mächtigsten.

Die äussere Marklamelle ist der Capsula externa der höheren Placentalier gleichzustellen, die freilich dort minder mächtig ist. Sie besteht hier bei Vespertilio und Vesperugo teils aus vertikalen Fasern, die aus dem Inselgebiet kommend, in die Commissura anterior einbiegen (Textfigg. 3, 5), teils aus horizontalen, die aus der Temporo-occipitalrinde dorthin gelangen, dann aber auch aus vertikalen Associationsbahnen, welche das dorsale Palliumgebiet mit dem ventralen derselben Seite in Beziehung setzen.

Die innere Marklamelle setzt die ganze ventrotemporale Ganglienmasse innen vom Pallium mit der der anderen Seite durch die Vorderkommissur hindurch in Verbindung.

Erst weiter basalwärts, unterhalb der Commissura anterior zeigen sich in der äusseren Marklamelle (Fig. 11, cl) fast nur horizontal ziehende Faserungen.

Die beiden, von der inneren Marklamelle getrennten Ganglienmassen erweisen sich aber (Textfigg. 3, 5) als Rindengebiete des Lobus pyriformis unterhalb der Fissura rhinalis (frh.l.). Es fehlt da hier unten (Fig. 11) die innere Marklamelle, statt ihrer finden sich vertikal orientierte Einzelbündel.

Vergleichen wir nun die geschilderten Zustände mit jenen der Nagetiere, sofern dieselben bei der Maus und der Ratte genau bekannt sind. Ich verweise diesbezüglich auf Köllikers Handbuch (18) und meine Arbeit (17). Insofern bei diesen Formen die Fissura rhinalis lateralis deutlich zum Ausdruck

gelangt — nur als schwacher Eindruck bei Mus, doch deutlicher ausgesprochen bei Sciurus und noch besser bei Lepus — ist mit ihr die Grenze bezeichnet, wo das Lobus-pyriformisgebiet der übrigen Rinde gegenüber beginnt. Es zieht hier in der Gegend der Commissura anterior, doch hinter ihr, eine senkrechte Marklamelle fest unter der Pallialrinde nach unten dem Ganglion areae olfactoriae zu (l. c. Figg. 16—20 γ); sie ist die direkte, stark reduzierte Fortsetzung der Corona radiata und wurde von Kölliker bereits (l. c. Fig. 715 Ce.) als „Capsula externa" bezeichnet. Was innen von dieser Lamelle liegt, gehört scheinbar dem Stammhirn an und wurde von Kölliker als Nucleus lenticularis angesprochen; die von ihr nach aussen zu gelegene Partie ist ausgesprochenes Rindengebiet, was bei den Nagetieren sehr klar ist. In dem Nucleus lenticularis gelangte es zur Differenzierung zweier Kerne, von denen der eine durch den Funiculus striati (17, Figg. 12, 13) mit dem Kopf des Striatums (Nucl. caudatus) in Verbindung steht, ausserdem aber auch mit der Ammonsrinde (17, Fig. 21; 18, Fig. 716).

Diese Zustände mit jenen der zwei hier in Betracht kommenden Chiropteren verglichen, würde ergeben: dass jene Marklamelle, die Kölliker bei den Rodentieren für die Capsula externa erklärte, bei den Chiropteren sich in zwei Lamellen gespalten hat. Die äussere von diesen (Figg. 8, 9, 10 cl.) verbleibt unter der pallialen Rinde, die innere aber (ce) teilt ein Gangliengebiet in zwei Teile. Dieser ganze Prozess aber erfolgt in einem Gebiet, dass mit jenem des Inselgebietes sich deckt. Diese Differenzierungserscheinung wird uns bei Gehirnen höherer Säugetiere noch begegnen und hier möchte ich nur der Meinung Ausdruck geben, das ich jenes Gebiet, das zwischen der inneren Marklamelle (ce) und der Corona radiata liegt (Textfig. 5, lk; Figg. 8, 9, 10, lk) eben weil es ausserhalb der Corona liegt, noch der Rinde zuzählen möchte. Dieser Zustand gelangt nun nicht mehr so deutlich zum Ausdruck bei den Rodentiern und es hat den Anschein, als ob die Linsenkerne dem Striatum angehören würden, obgleich auch hier in der kaudalen Gegend diese Kerne sich eher der Rinde, als dem Stammganglion anschliessen. Es handelt sich in diesen Kernen aber zweifellos um den Linsenkern (Nucleus lenticularis) der höheren Placentalier, während das Gebiet zwischen den beiden Mark-

lamellen bei den Chiropteren (cla) einem mächtigen Claustrum entspricht. Dieses gelangt unter den Rodentien bei Sciurus, noch mehr bei Lepus in noch höherem Grade zur Entfaltung, wobei es noch in der Rinde verbleibt. Wir sehen also bei einer niedrigeren Abteilung eine Differenzierung eintreten, die sich bei vielen höheren Formen (Carnivoren, Simiern u. a.) gleichfalls zeigt, bei einer höheren Abteilung aber wie die Chiropteren sind, mit nur ähnlichen Zuständen (Mus) ansetzt.

Die innere Marklamelle der Chiropteren wäre somit die Capsula externa, die äussere aber eine auch bei höheren Formen vorkommende Differenzierung, die ich Capsula lateralis nennen möchte.[1])

Bezüglich der Verbindung zwischen dem Grosshirn und dem Thalamus opticus hatte ich für die Maus festgestellt (l. c. pag. 419), dass die beiden Verbindungsbahnen: Funiculus thalamo-prosencephalicus und F. thalamo-epistriaticus der Reptilien auch bei ihr vorkämen. Das Homologon des letzteren erblickte ich in dem unteren Thalamusstiel und Linsenkernschlinge der Autoren, die ich zusammen Funiculus thalamo-lenticularis genannt habe. Dieser zieht bei der Maus von Nucleus lenticularis und auch aus der Grosshirnrinde „von des Linsenkerns nächster Umgebung medianwärts vom basalen Vorderhirnbündel gelegen, in den Thalamus und strahlt dort in der ganzen Zona intermedia aus“, wobei von ihm aus Fasern auch in den Dorsal- und Mediankern des Thalamus gelangen. Die zweite Verbindung ist der Funiculus thalamo-prosencephalicus, der seine Fasern aus dem Occipitallappen und aus dem dorsalen mittleren Palliumteil bezieht, wobei durch die Balkenfaserung sich auch die anderseitige Hirnhälfte der gleichen Gegenden beteiligt.

Beide diese Verbindungen zwischen Grosshirn und Thalamus opticus sind als Erbteil von ihren Stegocephalenahnen bei den Chiropteren vorhanden.

---

[1]) Freilich wäre es dann angezeigter, von einer Capsula interna, media und externa zu sprechen. Ich überlasse dies einzuführen anderen und will davon, wegen der unheilvollen Oppositon, die meine neue Nomenklatur schon erregt, Abstand nehmen.

In ihrem oberen Abschnitt werden Claustrum und Nucleus lenticularis von auseinander liegenden, zum grössten Teil aus dem Schläfen- und Occipitallappen herrührenden Faserbündeln durchsetzt, die dann (Fig. 21 f. thp.) seitlich vom basalen Vorderhirnbündel gelegen, in den Nucleus lateralis thalami (Fig. 8 nlt.) gelangen. Dieses Bündelsystem ist der Funiculus thalamo-lenticularis (f. thl.). Seine frontomedialen Fasern durchqueren zum Teil noch die basale Vorderhirnbahn.

Vor- und medianwärts vom F. thalamo-lenticularis aus dem Stirnpol der Grosshirnhemisphäre — und in diesem Bündelsystem sind auch Fasern von der anderen Seitenhälfte enthalten, welche den pallialen Balken durchsetzen — gelangt ein anderes Bündelsystem, durch das Corpus striatum hindurch, das basale Vorderhirnbündel durchsetzend, in die Zona intermedia thalami (zi). Es ist der Funiculus thalamo-prosencephalicus. Während dann im frontalen Teil dieses Gebietes die Fasern ungekreuzt sich verhalten, findet im hinteren Teil eine Durchkreuzung statt,[1]) wodurch auch die anderseitige Hälfte Fasern erhält.

Immerhin wäre hier zu bemerken, dass diese beiden Bündelsysteme von einander nicht scharf getrennt sind und erst im Thalamus auseinander gehen, wobei noch die gekreuzten Fasern des Funiculus thalamo-prosencephalicus von jenen des Funiculus thalamo-lenticularis gekreuzt werden, wie dies die Abbildung (Fig. 8) klar wiedergibt. Auch wissen wir, dass bei der Maus — ich verweise auf meine Abbildung Fig. 11 der zitierten Arbeit — die meisten Fasern des Funiculus thalamo-lenticularis direkt aus einem Linsenkerne herrühren. Es ist somit bei der Maus die Trennung schärfer durchgeführt wie bei den Chiropteren, und ersterer Zustand ist ein solcher, der bei den höheren Säugetieren gewahrt bleibt. Indem ich in dem Funiculus thalamo-lenticularis das Homologon des Funiculus thalamo-epistriaticus der Reptilien erblicke, knüpfe ich daran die Bemerkung, dass damit auch auf die Bedeutung des Nucleus lenticularis noch ein weiteres Licht fällt, „indem man diesen Teil des Striatums von dem Epistriatum der Reptilien ableiten könnte.“

---

[1]) Über das Commissurensystem im Thalamus der Maus konnte ich nichts Bestimmtes aussagen, doch schien es mir, als wenn die frontalwärtigere Querverbindung von gekreuzten Bündeln des Funiculus thalamo-lenticularis bestünde.

In der Ableitung des Linsenkerns von der Hirnrinde bei den Chiropteren, wie ich es oben dargestellt, sehe ich meine frühere Voraussetzung — ich hatte sie nur vermutungsweise ausgesprochen — insofern begründet, als ja das Epistriatum der Reptilien sich auch als ein Abkömmling des Rindengebiets erwiesen hat (16). Freilich möchte ich hier gleich hinzufügen, dass inanbetracht dessen, dass die Säugetiere nicht von Reptilien, sondern beide von Stegocephalen-Amphibien abzuleiten sind, Epistriatum und Linsenkern nur gleiche Wurzeln haben, aber dann eigene Entfaltungswege gingen.

Als basales Vorderhirnbündel bezeichnete ich (15, 16, 17) das gesamte Bündelsystem, das einheitlich bei Ichthyden, Amphibien und Reptilien, doch bei Orniden und den Säugetieren in Abteilungen differenziert, vom Grosshirn in das Vereinsgebiet des Hypothalamus gelangt um dann durch die Vermittlung jenes Gebietes mit kaudalwärts im Zentralnervensystem, Metamerengehirn und Rückenmark gelegenen Zentren in Verbindung zu treten.

Es zeigt sich, wie schon bei der Maus, dass dieses Bündelsystem in zwei Unterabteilungen zerfällt. Es sammelt sich ja aus der gesamten Hirnrinde, mit Ausschluss der Ammonswindungen, und durchsetzt das Striatum oder Nucleus caudatus, dann aber zerfällt es in ein im Thalamus ganz lateralst hinziehendes (Figg. 8—12 bvhb.) und ein mehr diffuses inneres Fasersystem. Obgleich nun auch dieses innere System Fasern aus der Pallialrinde bezieht — beziehungsweise dorthin gelangen lässt — so stammen viele seiner Fasern direkt aus dem Striatum. So liegt ein feinstes markhaltiges Netzwerk zwischen Striatum und Linsenkern (Fig. 10) und dürfte ein gut Teil des Bündelsystems von hier herstammen. Es zieht dann dieses lockere Bündelsystem medianwärts vom lateralen basalen Vorderhirnbündel subthalamal (Figg. 9, 10, 12, 13 ć) und endigt zum Teil im Gebiete des Ganglion hypothalamicum medium der gleichen Seitenhälfte, zum Teil aber geht es eine Kreuzung ein, so die Commissura postoptica bildend und gelangt in das gleiche Ganglion der anderen Seite. Es handelt sich hier wohl um die Haubenbahn der höheren Formen und um eine Bahn, die bei den Ichthyden die grösste Masse des basalen Vorderhirnbündels ausmacht, da der andere Teil desselben wegen noch geringer Entfaltung des Mantels selbst

gering ist. Der äussere Teil des basalen Vorderhirnbündels verdichtet sich zu einem kompakten Bündel (Figg. 9, 10, 12, 13 bvhb.) und zieht in der schon angegebenen Weise nach hinten in das subthalamale Vereinsgebiet. Es verhält sich hier genau wie ich dies für Fische, Reptil und der Maus geschildert habe.

In dieser Weise erreicht es das, bei den zwei Fledermäusen nach aussen stark vorspringende Ganglion hypothalamicum laterale (ghy') und lässt einen grossen Teil seiner Fasern in ihm enden (Figg. 10, 13). Der mediale Teil der Fasern aber umgreift das Ganglion interpedunculare (Fig. 9, g. ip) hinter ihm eine Kommissur bildend und gerät auf diese Weise in das Vereinsgebiet der anderen Seitenhälfte, um dort im Ganglion hypothalamicum laterale, dem sogenannten Luysschen Körper, zu enden.

Es sind also hier genau dieselben Verhältnisse vorhanden wie bei der Maus,[1]) und ich kann, was ich bisher behauptet, nicht fallen lassen, dass nämlich keine Grosshirnbahn direkt in das metamere Gehirn gerät, sondern der Zusammenhang zwischen Grosshirn und dem metameren Hirn und Rückenmark durch die Einschaltung des hypothalamalen Vereinsgebietes erzielt wird. Weiter unten möge übrigens auf diesen Punkt nochmals eingegangen werden bei der Besprechung der Zustände bei den Musteliden und hier möchte ich bloss noch beifügen, dass ich auch bei Erinaceus zu demselben Resultate gelangt bin.

Hier mögen nun die dorsalen Rindenbahnen im Zusammenhang mit den Riechbahnen erörtert werden.

Was zuvörderst die Corona radiata betrifft, so sammelt sich dieselbe aus dem ganzen Pallium und besteht aus zirkulär horizontalen und schief von oben nach unten oder ganz vertikal nach dieser Richtung orientierten Fasern. Aus dem Occipitalpol (Fig. 4 ol) gelangen an der dorsalsten Hälfte noch keine Fasern in die Corona (cr), sondern die sich hier sammelnden Längsfasern alle in den Alveolarbündel (al), während erst mit Beginn der Temporalregion die Fasern sich der Corona beigesellen. So bis zur Höhe des Balkenknies. Unterhalb dieser Horizontalebene gelangen aber alle Fasern aus dem Occipitalpole in die Corona (Fig. 5). Dies trifft freilich nur für den Occipitalpol zu, denn

[1]) Vergl. mit Fig. 9 die Fig. 27 meiner Arbeit über das Mäusehirn (17).

etwas dorsalwärts davon reicht die Coronalfaserung weiter nach kaudalwärts (Figg. 1—3 cr.). Es ist also hier am occipitalen Pole eine Gegend vorhanden, die als ein Übergangsgebiet in die Ammonsfalte auch histologisch gelten kann.

Aus der dorsalsten Gegend des Occipitallappens sammelt sich auch ein mächtiges Bündelsystem (Figg. 1—3 cm), welches anfangs noch einheitlich, während seines weiteren Verlaufes zu einem mehr oder weniger diffusen wird. Es zieht dieses Bündelsystem dorsal von der Ammonswindung, entlang der ganzen medianen Seite der Hemisphäre nach vorne zu (Textfigg. 2. A. B. cm) bis in den Stirnpol hinein. Hier angelangt, strahlt es in den

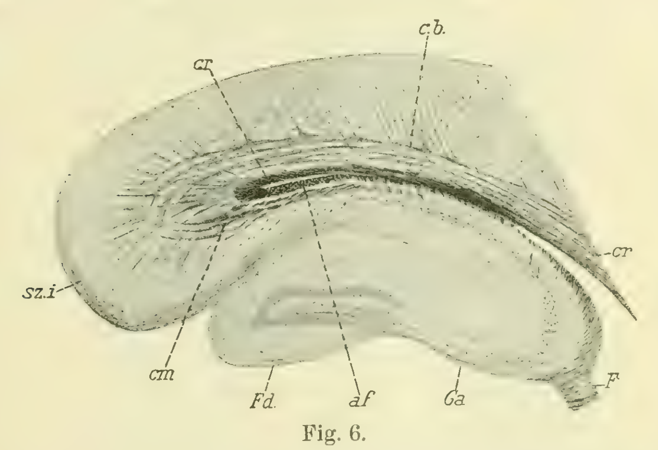


Fig. 6.

V e s p e r t i l i o m u r i n u s. Querschnitt aus der postepiphysalen Gegend durch die Ammonsfalte und den über ihr liegendem Schläfenlappen. F = Fimbria; cr, cr' = Corona radiata; c. b. = Circularfasern; sz. s = Stratum zonola sup.; cm = Cingularfasern; af = Alveolarfasern; Fd = Fascia dentata des Gyrus ammonis Ga.

Stirnpol aus. Es handelt sich hier somit um ein Associationssystem von Fasern, die u. a. den Occipitalpol mit dem Stirnpol verbinden und als C i n g u l u m bezeichnet werden darf. Es verbindet mit dem Stirnpol scheinbar sowohl das Pallium als auch die Ammonsfalte. Es kommt ja dieses Bündelsystem aus einer Gegend, welche eben den Übergang zwischen Pallium und der Ammonsfalte darstellt. Immerhin ist eine Scheidung zwischen den Schichten dieser cingularen Bahn möglich. Querschnitte durch die Gegend, in der sich die Fimbria zu sammeln beginnt (Textfigur 6), haben

ergeben, dass das Cingularsystem seine Lage genauestens an der Umbiegungsstelle des Palliums in die Ammonswindung hat (cm). Während nun am Polende die Fasern aus dem Pallium naturgemäss geraden Verlaufes in das Bündelsystem gelangen (Figg. 1, 2) beschreiben weiter frontalwärts zu diese Fasern um die mediane Faltung einen Bogen (Textfigur 6 cb), um in das Cingularbündel (cm) zu gelangen. Sie nehmen hier dann eine dorsale Lage ein. Die untere Lage dieses Bündelsystems besteht aber aus Fasern, welche direkt aus der dorsolateralen Lage der Ammonsfalte, unter der alveolaren Lage derselben (af) herrühren.

In gleicher Lage zieht dann dieses Cingularsystem nach frontalwärts (Textfigur 7 cm). Im frontalen Pol ist das Verhalten der Fasern ein ungleiches, insofern sie nicht alle im Stirnpol ihr Ende (oder Beginn) finden. Ein grosser Teil dieser Fasern strahlt jedenfalls im Frontalpole aus, ein anderer Teil aber biegt vor dem Pallialbalken nach ventralwärts, um in das Septum pellucidum zu gelangen (Textfigur 4 s). Es sind hier jedoch die Verhältnisse nicht so einfach, dass man mit Bestimmtheit sagen könnte, welche der beiden Fasern sich so und welche sich so verhalten. Es wird das cingulare Bündelsystem hier überwölbt von zirkulären Fasern aus dem Pallium oder von solchen durchsetzt. Von diesen Fasern gesellen sich die der tieferen Lagen dem Pallialbalken (cc) zu, die unteren jedoch biegen im Septum abwärts. Ähnlich verhalten sich die tieferen Lagen des Cingularsystems. Diese aus der Ammonswindung kommenden Fasern sind aber nur in den hinteren Gegenden von den echten Alveolarfasern zu trennen, weiter vorne aber, am Knie des Balkens, ist dies weniger möglich. Hier (Textfigur 7) liegt das alveolare System (af), das dann in das Psalterium (ps) einwärts biegt, auf dem Querschnitt zwar neben dem cingularen (cm), allein horizontale Längsschnitte zeigen (Fig. 3), dass Alveolarfasern auch in den Stirnpol ausstrahlen (cm).

Fassen wir nun das hier über das Cingularsystem ermittelte zusammen, so würde sich Folgendes ergeben. Das Alveolarsystem von Vesperugo und Vespertilio ist ein Längsfasersystem gemischter Natur, in welchem ammonale und palliale Fasern verlaufen. Diese stammen zum grössten Teil aus dem Occipital-Pol, doch gelangen solche auch als Circularfasern aus dem übrigen Pallium hinein. Am Stirnpol angelangt, strahlen dann diese Fasern

teils in denselben aus, teils gelangen sie in das Septum pellucidum, oder besser gesagt, ziehen sie vor demselben ventralwärts. Dabei ergab sich, dass Fasern im Stirnpol enden (oder beginnen) können, während andere nach ventralwärts biegen. Indem ich das Cingularsystem bei Erinaceus noch berücksichtigen werde, möchte ich hier erwähnen, dass Zuckerkandl (39) bei dem Marsupialier Parameles Fasern beschrieben hat, die aus dem occipitalen Pallium, genau an der Umbiegung in die Ammonsfalte,

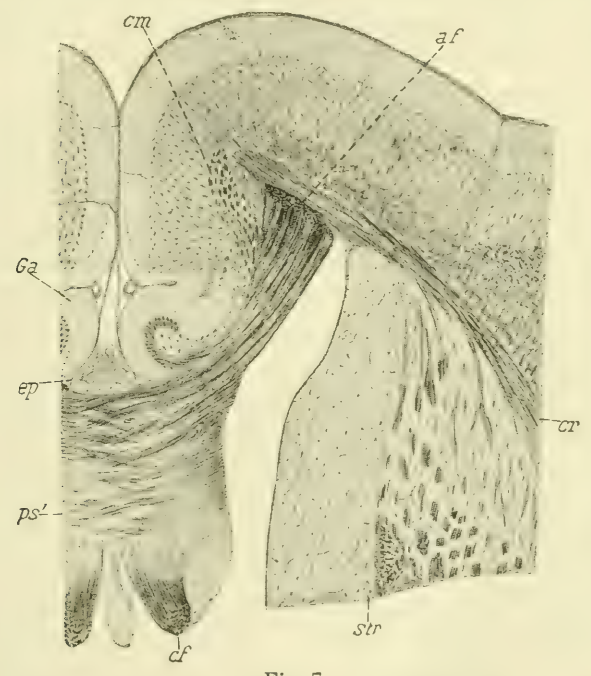


Fig. 7.

Vespertilio murinus. Oberes rechtsseitiges Stück von einem Querschnitt durch die mittlere Gegend des Grosshirns. Ga = Gyrus ammonis. ep = Epiphyse; ps = Psalterium; cf = Columna fornicis; str = Striatum; cr = Corona radiata; af = Alveolarbündel; cm = Cingularfasern.

Fasern in den Alveus treten sah, die dann mit diesem verlaufend im Balkensystem zur Kreuzung gelangen. Indem ich hier dies bloss erwähne und weiter unten darauf zurückkommen will, möchte ich mitteilen, dass solche Fasern auch bei den zwei von mir untersuchten Mikrochiropteren sich zeigten. In dem dorsalen Bezirk, in dem, wie schon erwähnt wurde, der Occipital-

lappen (Fig. 4 ol) zur Vermehrung der Coronalfasern nicht beiträgt, gelangen die Fasern alle in den Alveus (al); weiter dorsalwärts ist dies noch nicht der Fall (Fig. 1, 2). Es handelt sich also genauestens um die Umbiegungsstelle des Occipitalpalliums in die Ammonsfalte. Ob diese Fasern nun im Balkensystem zur Kreuzung gelangen — sie werden genau an dem Balkenknie, dem Splenium (bk) an das Balkensystem geführt und könnten dann im Pallialbalken kreuzen — oder die Ausstrahlung in den Frontalpol eingehen (Fig. 3) liess sich nicht entscheiden. In beiden Fällen wären aber diese Fasern für die Beurteilung des Balkens belanglos.

Etwas weiter unten von der angegebenen Stelle treten, wie schon erwähnt, alle Fasern des Occipitallappens (Fig. 6 f) in die Corona radiata (cr) ein, und es wäre darum nur zu leicht möglich, dass es in jenen oben erwähnten Pallialfasern um blosse Verbindungsbahnen (Associationsbahn) zwischen Occipitalpol und Stirnpol handelt, wofür ich sie auch halte.

Es verlaufen dann die Coronalfasern bis zum Streifenkörper, dem Striatum (Fig. 5 str), um dann dort nach ventralwärts ziehend, in der Kommissura anterior zu kreuzen, denn nur die Fasern des Stirnpols gelangen bei diesen Chinopteren im pallialen Balken zur Kreuzung.

Am Knie gelangt die Fimbria an das Balkensystem.

Die Ammonswindung besteht aus einer ventralen und einer dorsalen, hinten in einander übergehenden Hälften. Die obere Hälfte (Fig. 21 ga) liegt über dem Balkensystem, die untere (ga′) im Unterhirn. Diese Auffassung Zuckerkandls ist die einzig richtige. Es sammeln sich nun die Rindenfasern aus beiden Teilen der Ammonswindung medianwärts in der Fimbria (Fi). Unterhalb, eigentlich vor der Fascia dentata befindet sich die Fimbria, um von aussen nach innen und frontalwärts (Figg. 5, 6, 7 Fi) zum Balkensystem zu gelangen. Ihre obere hintere Hälfte bildet die Verbindungsbahn (Fig. 4 violett) zwischen dem innern und dem lateralen Teil der Ammonsfalte. Das frontalwärtige Bündel ist die eigentliche Fimbria, d. h. jenes Fasersystem, welches die Ammonswindung mit der Ganglia arcae olfactoriae zusammenhält. Medianwärts, wo die beiderseitigen Ammonsfalten sich berühren, befindet sich zwischen ihnen das Psalterium (Textfigur 3), ein reines Kommissurensystem zwischen beiden. Anders die

Fimbria. Gerade so, wie ich es für die Maus beschrieben und abgebildet habe (l. c. Fig. 25), führt die Fimbria am Septum nur an ihrer hinteren Seite reine Kommissuralfasern (Figg. 5, 7), ihr ganzer vorderer Teil aber wird von nicht gekreuzten Fasern eingenommen, die gleichseitige Bündel des Tractus areo-septalis, des Riechbündels sind, und welche auf diese Weise dann in die Ammonswindung der gleichen Seite gelangen. Es sammelt somit die Fimbria ihre Fasern aus einem Gebiet, zwischen der dorsalen und ventralen Ammonswindung, während diese oben und unten ihre Kommissuralfasern zum Psalterium werden lassen. Etwas unterhalb des Balkenknies sieht man darum auf Horizontalschnitten (Fig. 7) vorne die dorsale Lamelle des Balkens oder den pallialen Balken (cc) liegen. Hierauf folgt eine verhältnismässig schmale Zone im Septum, das innen die zerstreut liegenden Fornixfasern und seitwärts von diesen in Bündeln (rs) die Riechbündel führt. Dann folgt das System des Psalteriums (Textfigur 3) nach unten und hinten. Das Psalterium (Textfiguren 3, 7 ps) konstruiert sich von Alveolarfasern (af), die ja mit jenen der Fimbria eine Markhülle um die beiden Gyrii ammonis bilden. Enden oder beginnen diese Fasern auch in der Ganglienzelllage der grossen Pyramidenzellen des Gyrus, so ist hinten, an der Umbiegungsstelle der Ammonsfalte in den Occipitallappen (Fig. 6 ol) eine Stelle vorhanden, um die Fasern des Funiculus cortico-dentatus (f. cd), von den grossen Zellen aus der Höhle der Fascia dentata kommend, auseinander gehen, diese Einzelbündel die Ganglienzellenschichte der Ammonswindung durchsetzen und auf diese Weise dann zu Alveolarfasern um den Gyrus werden. Auch auf der medianen Seite gelangen Fasern (v) bis in die Höhle der Fascia dentata (s. auch Textfigur 6 Ga).

Aus dem Funiculus cortico-dentatus spaltet sich aber ein Bündelsystem ab (Textfigur 6 u. Fig. 6 sz. e), welches dann in die plexiforme Schicht des Occipitallappens gerät. Diese Schicht umgreift den Occipitallappen auch von innen (Textfigur 6 sz. i) und setzt sich dann in gleicher Weise auch auf die übrige mediale Seite des Palliums, bis zum Pallialbalken fort (Textfigur 3, Figg. 1, 2, 7, sz. i.) auf diese Weise das Stratum zonale subiculi externum und internum bildend.

Es sind die Ganglia areae olfactoriae bekanntlich bei allen Chiropteren mächtig entfaltet. Ueber dieses Verhalten

haben uns von Vespertilio murinus Flatau und Jacobsohn eine vorzügliche Abbildung beschert. Wie auf dieser Abbildung (l. c. Taf. VII, Fig. 5) ersichtlich, wird jedes Ganglion, das äusserlich Tuberculum olfactorii heisst, von einem weissen Fasersystem aus dem Bulbus olfactorius umgrenzt, welches die Autoren als Radix olfactoriae lateralis bezeichnen. Diese Wurzel ist der Funiculus olfactorio-corticalis inferius (Figg. 10, 11, foc. i), indessen der Tractus cruciatus olfactorii oben zuvor in einzelnen Bündeln, zerlegt, durch die Zelllage der Rinde hindurch (Fig. 9 tbs, tbs') zur Kommissura anterior gelangt, tiefer unten aber ein kompaktes Bündel bildet (Fig. 10 ca).

Aus dem mächtigen, jedoch schon zweigeteilten Ganglion areae olfactoriae (Fig. 11 gao) gelangt medianwärts der Funiculus areo-septalis (Textfig. 2 B) im Septum pellucidum nach oben, um dann seitwärts biegend zur Fimbria zu werden (Fig. 7). Nach kaudalwärts zu zieht ein ansehnliches Tractus lobi olfactori vereint mit dem Tractus areae olfactoriae.

B. Erinaceus.

Als gemeinsames Merkmal des Grosshirns der Insektivora führt Leche (19) folgendes an: „Grosser Bulbus olfactorius und starke Ausbildung des gesamten Rhinencephalon; glatte oder fast glatte Grosshirnhemisphäre; Corpora quadrigemina mehr oder weniger bedeckt; . . . schwaches Corpus callosum.“ [1]) Die schwache Entfaltung letzteren ist übrigens schon früheren Forschern bekannt gewesen, ich nenne hier nur Eliot Smith (24, 25), Beddard (2) und Flower (10), der auch eine gute Abbildung eines medialen Sagittalschnittes vom Igelgehirn gegeben hat. Auch Ziehen (37) erwähnt dessen, der die grosse Ähnlichkeit des Igelgehirns mit dem des Marsupialiers Parameles betont. [2]) Eine gute Abbildung des äussern Verhaltens gibt ferner Leche (l. c. Fig. 1), und gaben früher schon Flatau und Jacobsohn

---

[1]) Widersprechen muss ich dagegen Leche, wenn er auch den Glires einen geringen Balken zuschreibt, denn die haben bekanntlich schon ein ansehnliches Balkensystem.

[2]) Doch kann es sich hier nur um die äussere Form handeln, denn eben nach Ziehens Abbildung (Fig. 93) dürfte der Balken von Parameles geringer sein als jener von Erinaceus.

(l. c. Taf. VII, Fig. 4). Leches Abbildung eines sagittalen Längsschnittes steht an Genauigkeit jener von Flower nach.

Nach allen diesen Angaben bedeckt das Grosshirn die Vierhügel nicht und nach Flatau und Jacobsohn bleibt selbst die Epiphyse unbedeckt. Ausser einer Rhinalfurche, ist bloss noch ein quergestellter Eindruck auf dem Stirnhirn vorhanden, sonst ist das Grosshirn völlig lissencephal.

Diesen Angaben habe ich nach eigenen Untersuchungen nichts beizufügen, ich kann sie bloss bestätigen und somit beginne ich gleich mit den Strukturverhältnissen.

Die Abbildungen über den Igelbalken früherer Autoren lassen über den Grad der Entfaltung im Unklaren, da sie sich nicht auf mikroskopische Beobachtungen stützen. Erkennen lassen sie bloss, dass ein geringes Balkensystem vorliegt, das infolgedessen noch nicht horizontal, sondern etwas schief nach oben zu gerichtet ist.

Jener quergestellte Eindruck auf dem Stirnpol scheint mir auch nicht die verdiente Würdigung gefunden zu haben und dies wohl auch aus dem Grunde, weil das Hirn auf Schnitten nicht untersucht wurde und äusserlich jener quergestellte Eindruck nichts Auffallendes ist. Und doch hat diese beginnende Querfurche — welche mit jener von Vesperugo und auch der Marsupialier, wo sie Ziehen Fissura primigenia nennt, wohl gleich zu stellen wäre — eine höhere Bedeutung, da sie das Stirnhirn der übrigen Grosshirnhemisphäre gegenüber abgrenzt. Am tiefsten ist dieser Eindruck lateralwärts, wo er geradezu zu einer Furche wird (Fig. 20 qf); weiter medianwärts wird er seichter, doch noch immer gut kenntlich (Fig. 16 qf), um dann medianwärts sich nur noch als geringe Delle (Fig. 15) zu erhalten. Es wird durch die Querfurche somit der Stirnpol gut abgegrenzt, wie dies übrigens an Leches Abbildung (l. c. Fig. 1) gut zu sehen ist.

Es zeichnet sich der Stirnlappen lateralwärts durch eine periphere, markhaltige Faserlage, in der überall bei Erinaceus dicken, hier aber sehr dicken plexiformen Schnitte aus (Fig. 20 i), welche von aussen den Lappen schalenförmig umgreift und ventralwärts vor dem Tuberculum s. Ganglion areae olfactoriae (g. ao.) in den Funiculus olfactorio-corticalis inferius (foc. i.) übergeht. Gegenüber dieser Stelle liegt ja unter der Rinde in

der praecommissursalen Markmasse auch der Funiculus olfactorio-corticalis superius (f. oc. s.), der dann medianwärts in den Bulbus olfactorius hineingreift (Fig. 19, f. oc. s.). Sowohl die starke Entfaltung dieser Fasersysteme, wie auch jene des Tractus cruciatus olfactorii (t bs) — der aus sehr breiten markhaltigen Fasern besteht, die im Bulbus (bof) in sehr feine markhaltige Äste sich aufsplittern — beruht ja auf der sehr hohen Entfaltung des gesamten Rhinencephalons. Denn diese hohe Entfaltung dürfte nur noch durch Talpa erreicht und durch die Edentaten Dasypus und Bradypus übertroffen sein. Entsprechend diesem Zustande ist auch die Commissura anterior mächtig entfaltet, allein dies rührt eben nur von ihrem Riechbündelteil her. Dieser, an den mächtigen Fasern erkenntlich, lagert in der Commissur (Figg. 14 A, 15 ca) vorne und reicht bis zum obern Rande des Querbündels hinauf. Dass dem wirklich so ist, geht aus lateralwärtigen Sagittalschnitten hervor, wo dann der Riechteil (Fig. 16 ca) sich vom übrigen Bündelsystem (ca′) abhebt. Dieser letztere besteht aus zwei Bündelteilen, einem feinfaserigen mittleren und grobfaserigen hinteren (Fig. 17). Letzterer zieht dann (bei den Chiropteren nur wenig entfaltet) medianwärts (Fig. 18 fst) nach oben in den Kopf des Striatums und ist zum Teil homolog dem von mir bei der Maus beschriebenen Funiculus striati s. Stria terminalis Autorum (l. c. Fig. 17 f. st). Nur der feinfaserige Teil bleibt dann übrig, um in die Corona des Occipitalpoles und in die übrige Corona radiata einzudringen, denn ein Teil davon gelangt in den Linsenkern (Fig. 20 lk). Es ist also der Anteil der Corona radiata, welcher in der Commissura anterior sich kreuzt, schon bedeutend geringer, als bei den oben behandelten zwei Chiropteren.

Während dann bei den Chiropteren das ganze aufsteigende Fasersystem aus der Commissura anterior in die Corona, einheitlich ist (Fig. 21, cr′), zerfällt es bei Erinaceus in untere Bündel (Fig. 20 cr′) von denen der vorderste lateralwärts bis zum Stirnpole reicht (z). Diese ventrale Verbindung mit dem Stirnpol zeigt sich ja auch bei den zwei Chiropteren (Fig. 21 z).

Während also die Coronalfasern der Stirnpole sowohl bei dem Igel als auch bei Vespertilio und Vesperugo im pallialen Balkenteil, der dorsalen

Lamelle des Balkens, kreuzen, gelangt der ventralste Teil noch in der Commissura anterior auf die anderseitige Hirnhälfte.

Denken wir uns die Commissura anterior, soweit eben der coronale Teil in Betracht kommt, als den Stiel eines Malerpinsels und diesen auf eine Fläche so festgedrückt, dass die Haare nur nach einer Richtung, nämlich der Corona radiata zu, auseinander gehen, so werden wir so ziemlich das Bild von dem obigen Verhalten uns bilden. Die frontalsten Haare wären dann diejenigen, welche die Faserbündel in den Stirnpol vorstellen würden (Figg. 20, 21 z).

Diese Fasern zeigen uns dann den Weg, welchen die Fasern der Commissura anterior, etwa im Sinne Eliot Smiths in seinem Kommissurenbett, gewandert sein müssen um in den pallialen Teil des Balkens, in die dorsale Balkenlamelle, zu gelangen. Indem diese Auffassung im allgemeinen Teil der Arbeit noch erörtert werden soll, will ich hier das Verhalten des Balkensystems vom Igel beschreiben.

Es sammeln sich die Fasern aus dem ganzen Pallium zur Corona radiata (Fig. 20 cr), wobei sie dem occipito-temporalen Mantelteil zu mit den Fasern des Funiculus thalamo-prosencephalicus (f. thp) vermischt sind. Es bildet dann der Bogen den die Corona lateralwärts darstellt, eine knieförmige Beuge (gerade dort wohin die unterbrochene Linie von cr auf Fig. 20 einsetzt). Es ist dies ziemlich der Markstein, bis wohin die Coronalfasern aus dem occipto-temporalen Mantelteil reichen und an dem die Coronalfaserung des Stirnpoles oder Stirnlappens endet. Die hintere Grenze des Stirnhirns fällt hier lateralwärts ziemlich mit der Querfurche hinter dem Stirnpol (qf) zusammen. Ich habe diese Grenzmarke mit einer unterbrochenen Linie eingezeichnet auf drei Figuren (Figg. 15, 16, 20). Die Stabkranzfasern nun, welche sich hinter dieser Linie sammeln, kommen alle in der Commissura anterior zur Kreuzung, die aber im Stirnpol selbst (stl), gehören, mit Ausnahme der schon angeführten ventralsten, der oberen Lamelle des Balkens an. Damit ist aber ein wichtiger Punkt für die Grosshirnentfaltung angegeben.

Es zeigt der Balken, im mediansten Sagittalschnitt betrachtet, eine insofern andere Form (Fig. 14 A) wie bei Vespertilio

(Fig. 14 B), als das hintere Ende oder das Balkenknie an dem sonst noch aufrecht orientierten Balken eine nach unten zu gerichtete geringe Biegung erfuhr, womit der Balken die horizontale Lage einzunehmen begonnen hat.

Es besteht also dieser Balken (Fig. 14 A) aus dem mächtiger als bei Vespertilio entfalteten pallialen Teil oder der dorsalen Lamelle (cc), dem Knie (Genu corporis callosi) und dem Psalterium oder der ventralen Lamelle (ps) des Balkens. Das mächtige Funiculus areae-septalis (rs) zieht jederseits im Septumteil in den Balken hinauf. Sowohl die dorsale, als auch die ventrale Balkenlamelle zeigt ihre Querfasern in Bündeln geordnet, zwischen denen vielfach Gefässe verlaufen oder Fasern aus dem Riechbündel einbiegen.

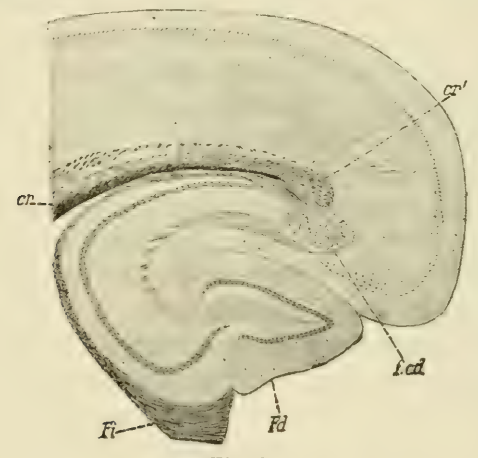


Fig. 8.

Erinaceus europaeus. Sagittaler Schnitt durch die dorsale Ammonsfalte und dem Schläfenlappen. Der Schnitt ist acht Schnitte weiter medianwärts von dem auf Fig. 16 abgebildeten. cr, cr' = Corona radiata; Fd = Fascia dentata; Fi = Fimbria; f. cd = Funiculus cortico-dentatus.

Bevor ich weiter ginge, möchte ich noch erwähnen, dass gleich wie bei den beiden Fledermäusen, ich auch hier den Tractus septalis (f) aus dem vordern Balkenende nach hinten zu gerichtet im Septum erkennen konnte.

Ein etwas lateralerer Schnitt (Fig. 15) als der vorige zeigt die dorsale Lamelle oder den pallialen Balken (cc) in verlängerter

Form, gleich wie zuvor aus Bündeln zusammengesetzt. Zwischen dem Balkenknie und dem pallialen Balken befindet sich hier ein scheinbarer Spalt (v), den ich darum erwähne, um darauf aufmerksam zu machen, dass dieser etwa keine Grenze bezeichnet — der palliale Balken reicht ja bis in das Knie (bk) hinein — sondern bloss einem stärkern Gefässaste zum Durchtritte dient.

Aus dem Knie selbst geht hier ein Bündelsystem hervor, das dann nach ventralwärts sich fortsetzend, mit einem mächtigen Fasersystem aus dem Psalterium vereinigt zur Columna fornicis (cf) wird.

Rechts und links über dem Balkensystem befindet sich das Cingular-Fasersystem, in dem nun aber eine Trennung der ammonalen Fasern von den rein pallialen eingetreten ist.

Das palliale Cingulum zieht lateralwärts unter der mächtigen Rinde und über der Corona radiata gelegen bogenförmig über die Corona hinweg, von hinten nach vorne zu (Fig. 16, cm'). Es besteht aus dichter gestellte Fasern und man sieht fortwährend aus dem Stabkranz Faserbündel in dasselbe eintreten. Über ihm liegt aber, weit in die Rinde hineinreichend, ein weit lockeres, gleich verlaufendes Fasersystem. Diese oberen Fasern stellen Associationsbahnen zwischen Occipital und Stirnpol dar, doch sind auch Fasern darunter, die Zwischenstrecken untereinander verbinden. Das tiefere Cingularsystem dagegen ist eine Verbindung zwischen dem ganzen Occipito-Temporallappen einerseits und der ventralen pallialen Rinde des Geruchsgebietes, da die Fasern vor dem Balkensystem hier nach unten biegen.

Das ammonale Cingularsystem besteht aus geschlossenen medianwärts gelegenen Bahnen über dem Balken (Fig. 15, cm). Es kommt ausschliesslich aus der Ammonsfalte her (ga), doch möchte ich gleich bemerken, dass auch das Stratum zonale subiculi internum, das ja bei den beiden Chiropteren noch in der plexiformen Schichte dahinzog (s. Textfig. 2, 3), jetzt vereint mit dem ammonalen Cingulum verläuft. Es hat sich somit bei Erinaceus bereits das palliale Cingulum vom ammonalen getrennt und während ersteres die frühere Lage unter der Rinde beibehalten hat, ist die ammonale in die plexiformen Schichte geraten, dort mit dem Fasersystem (stratum zonale) sich ver-

einigend. Dabei geraten Fasern (Fibrae perforantes) aus ihm, das Corpus callosum durchsetzend, in das Septum pellucidum.

Schon bei der Maus habe ich darauf hingewiesen, dass das ammonale Cingulum aus Fasern des Funiculus olfacto-corticalis besteht, die nach hinten ziehen (l. c. pag. 456) um in den Gyrus ammonis zu geraten. Obgleich ich dort den Unterschied zwischen ammonalem und pallialem Cingulum nicht machte, habe ich doch auch solche Fasern im Cingulum beschrieben, die rein pallialen Ursprungs sind. Und so ist es auch, allein ein Fehler ist mir damals doch eingeschlichen und dieser liegt in dem Unterlassen der genauen Angabe über die Lage der Cingularfasern. Das palliale Cingulum liegt auch dort lateralwärts, d. h. median an der Corona radiata in der Rinde selbst und das ammonale Cingulum der plexiformen Schichte, genau wie bei Erinaceus.

Entsprechend den Verhältnissen gerät keine palliale Faserung mehr in das ammorale Cingulum, jenes Verhalten war somit ein primärer Zustand bei Vespertilio und Vesperugo und kann somit bei der Balkenfrage nicht in Betracht kommen, da ja jenes palliale Fasersystem nicht zur Kreuzung gelangt.

Ich finde an allen meinen Schnitten, dass nur Fasern aus dem Fasciculus cortico-dentatus (Textfig. 8 f. cd und Fig. 20) in die alveolare Lage geraten, aber nirgends palliale Fasern wie bei den beiden Chiropteren und wie nach Zuckerkandl bei Parameles.[1])

Es reicht der dorsale Gyrus ammonis auch nicht mehr so weit nach vorne wie bei den Chiropteren, denn er überschreitet bloß das Balkenknie, der palliale Balken hat ihn zurückgedrängt. Dafür ist er aber auffallend mächtig, entsprechend

[1]) Bekanntlich sind jetzt ziemlich alle neueren Autoren darüber einig, dass im Cingularsystem zwei verschiedene Faserkategorien zu unterscheiden sind, wie ich dies für die Maus schon früher vertrat. Die zwei letzten Autoren über das Cingulum sind Zuckerkandl (41) und Redlich (32). Ersterer kommt bei Dasypus zu dem Ergebnis, dass das Cingulum zwei verschiedene Fasersysteme, die auch bezüglich der Kaliberweite der Fasern untereinander verschieden sind, in sich führt. Das eine System, jenes des beiderseitigen Gyri fornicati bezieht seine Fasern zum grössten Teil aus diesem Gyrus, zum geringen Teil aber auch aus der oberhalb davon gelegenen Hemisphärenwand. Das andere System liegt jederseits im Gyrus supracallosus (Striae longitudinales Lascitii der höheren Formen) und stösst seitwärts an das Cingulum Gyri fornicati. Es geht die ventrale Hälfte dieses Systems aus der ventralen Fläche des Splenium c. callosi vorliegendem Stück der

den anderen Teilen des Riechhirns. Insbesondere ist in der mächtigen Falte (Fig. 20) die gewaltige, jedoch glatte, Fascia dentata (Fd) auffällig. Anfangs sehr stark wird sie dann allmählich schwächer (Textfig. 8), um dann in eine flache Lamelle jederseits neben dem Balken auszulaufen, der Stria lateralis. Entsprechend diesen Zuständen und insbesondere dem starken Funiculus areo-septalis ist auch die Fimbria (Fi) mächtig entfaltet.

Fassen wir nun das über die beiden Chiropteren Vesperugo und Vespertilio und das über Erinaceus Ermittelte hier zusammen, so ergibt sich folgendes.

Unter den beiden Chiropteren zeigt sich ein ziemlicher Unterschied bezüglich der Grosshirnentfaltung, insofern das Grosshirn von Vesperugo pipistrellus niedriger in der phyletischen Entwicklung steht, als jenes von Vespertilio. Das noch ursprüngliche Balkensystem, das als solches schon vorher erkannt ward, steht in ursächlichem Zusammenhang mit der Entfaltung des Grosshirns, das bei Vespertilio mit der Balkenentfaltung eine höhere Gestaltung, wenigstens dem Umfange nach, erfahren hat. Es ist somit bei Vesperugo pipistrellus ein ursprünglicherer Zustand vorhanden, dem gegenüber jener von Vespertilio einen, wenngleich nicht sehr viel jüngeren Zustand darstellt. Es zeigt sich dies hauptsächlich im Balkensystem. Immerhin wäre es durchaus unrichtig, das Balkensystem von Vesperugo als das primitivste darstellen zu wollen, denn es ist dort schon ein gutes Stück Stirnhirnquerfaserung vorhanden, welcher Umstand

---

Ammonsfalte hervor, indessen die dorsale Hälfte von der „Balkenrindung" stammt. Es ziehen die Fasern im Gyrus supracallosus nasalwärts.

Diese Fasern nun werden zu Fibrae perforantes, indem sie den Balken durchsetzen — wodurch das Cingulum an Dicke von hinten nach vorne zu abnimmt — und gelangen dann in das Septum pellucidum. Der den Balken nicht durchsetzende vordere Cingulumteil zieht direkt zum Riechbündel.

Redlich kommt mit voller Berücksichtigung seiner und der Befunde seiner Vorgänger zu folgendem Resultate. Es finden sich im Cingulum Fasern, welche die einzelnen Abschnitte der medio-dorsalen Windungszüge der Hemisphären untereinander der Länge nach verbinden, also echte Associationsfasern. Der zweite Faserteil verbindet die medio-dorsalen Hemisphärenteile, die Ammonswindung mitgerechnet, mit basalen, speziell olfactorialen Bezirken. Hierbei kommt in erster Linie der Fornix longus mit in Betracht, der die Fibrae perforantes aufnimmt.

die Annahme zulässt, es würden sich wohl auch noch beginnendere Zustände diesbezüglich auffinden lassen, die eine vermittelnde Stellung zwischen den völlig pallialbalkenlosen Zuständen der Monotremen und diesem ursprünglichen, doch gewiss nicht ursprünglichstem Zustand von Vesperugo darstellen. Es braucht ja so ein Zustand nicht eben unter den Chiropteren zu finden sein, wenngleich die Möglichkeit wegen der reichen Gliederung auch bei den Mikrochiropteren nicht ausgeschlossen ist.

Das Verhalten bei Erinaceus ist ein höherer phyletischer Zustand wie jener bei Vespertilio und die Stufenreihe wäre somit: Vesperugo pipistrellus, Vespertilio murinus und Erinaceus europaeus.

Damit soll aber natürlich nicht gesagt werden, dass Erinaceus etwa von Mikrochiropteren abstamme. Dies mit nichten.

Wir wissen ja, hierauf hat Zuckerkandl als erster hingewiesen, dass unter den Chiropteren verschiedene phyletische Zustände des Balkensystems sich vorfinden. So soll nach ihm Pteropus samoensis ein hoch („komplett") entwickeltes Balkensystem haben[1]) (38) und wenn Turners (27) Abbildungen richtig sind, so ist dies wohl auch bei Cynonycteris collaris der Fall. Andererseits hat Eliot Smith bei Miniopterus Schreiberii und Nyctophilus timoriensis nur ein beginnendes Balkensystem gefunden (23). Es sind also unter den Chiropteren alle Zustände vertreten und haben sich diese — deren Stufenleiter erst noch festzustellen ist — innerhalb der Gruppe entfaltet.

Gleiches gilt auch für die Insektivoren und wir brauchen uns darum die Ahnen von Erinaceus nicht unter den Chiropteren zu suchen, da eine andere, dem Igel nahestehende Form, nämlich Centetes noch ursprünglichere Balkenzustände aufweist, vielleicht ein solches wie Vespertilio murinus. Nachdem Eliot

---

[1]) Zuckerkandl sagt: „Vespertilio besitzt nur ein Balkenrudiment, Pteropus hingegen einen kompletten Balken." Ferner „Das balkenwindungslose Gehirn von Vespertilio schliesst sich den der Monotremen und Marsupialier an, während Pteropus mit der zapfenförmigen Balkenwindung sich den Edentaten, Nagern, Insektivoren und Carnivoren nähert" (38, pag. 29). Dazu wäre allerdings zu bemerken, dass die Nager und besonders die Carnivoren einen hochentwickelten Balken und durchaus keinen „zapfenförmigen" besitzen.

Smith und Beddard kurz über den Balken von Centetes berichtet, hat dann Leche auch eine Abbildung (l. c. Fig. 5) eines mediosagittalen Längsschnittes von Centetes veröffentlicht. Aus seiner Beschreibung und auch aus seinen anderen Abbildungen geht es deutlich hervor, dass das Balkensystem von Centetes ursprünglicher als jenes von Erinaceus ist, womit auch zusammenhängen würde, dass die Querfurche hinter dem Stirnpole fehlt, wie denn auch das Pallium eine geringere Breite aufweist.

Was Talpa anbelangt, so ist dort wie aus den Angaben von Ganser (12) zu entnehmen ist, und wie ich es auch aus eigener Erfahrung weiss, ein höherer Zustand des Balkensystems vorhanden, und damit im Einklang und trotz des Ausfalles vom pallialen Sehgebiet eine grössere Ausdehnung der Grosshirnhemisphären vorhanden — sie bedecken zum Teil die Vierhügel — wie bei Erinaceus. Sorex weist sogar noch ein entfalteteres Balkensystem auf als Talpa oder mindestens steht sein Balkensystem auf gleicher Stufe, wie dies ja gerade aus Ärnbäcks Abbildung (l. c. Fig. 5) hervorgeht, und darum lässt sich sein Balkensystem mit dem von Vesperugo durchaus nicht auf die gleiche Entwicklungsstufe stellen wie Augusta Ärnbäck es meint. Die Stufenleiter für die Balkenentfaltung würde somit bei den Insektivoren bei Centetes beginnen und mit Erinaceus, Talpa und Sorex fortsetzen, wobei freilich zukünftige Forschungen möglicherweise nach beiden Enden, Erinaceus und Sorex hin, noch ausbauen könnten.

Es hat sich somit auch bei den Insektivoren das Balkensystem ganz unabhängig in der Abteilung entfaltet und wir brauchen darum nicht auf die Chiropteren überzugreifen, doch wäre es ja immerhin möglich, ja sogar wahrscheinlich, dass beide Abteilungen gemeinsame Wurzeln besitzen, die sehr nahe der der Monotremen stehen könnten.

Völlig balkenlose Gehirne, d. h. solche, deren Commissura superior nur Ammonalkommissur ist und das gesamte Coronalsystem des Palliums in der Commissura anterior kreuzt, sind mit Sicherheit nur bei den Monotremen bekannt, womit durchaus nicht behauptet werden soll, dass es nicht solche Zustände auch unter den Marsupialiern vielfach geben würde. So halte ich es sogar für

sehr wahrscheinlich nach Abbildungen anderer, so von Retzius, dass Didelphys virgiana keinen Balken, sondern oben nur eine ammonale Kommissur besitzt. So dürften sich auch Phascolarctos verhalten indessen bei Aepyprimnus, Pseudochirus und Macropus ein beginnender Balken, wohl noch ursprünglicher als bei Vesperugo, wohl aufgedeckt werden wird und vollends für Parameles glaube ich nach der Abbildung eines Sagittalschnittes von Ziehen (37, Fig. 93) annehmen zu dürfen, dass ein Kommissurensystem auf der Stufe wie bei Vesperugo etwa schon besteht. Indessen dürfte Phascolomys ein Balkensystem besitzen, das jenem von Erinaceus fast gleichkommt. Begründete Angaben stehen leider noch immer aus. Jedenfalls würde sich auch hier bewähren, dass die Grosshirnentfaltung innerhalb der Abteilung, doch nach den gleichen Gesetzen sich vollzog wie bei den Chiropteren und den Insektivoren.

C. Musteliden.

Mehr als ein Grund bewog mich dazu, das Grosshirn der Musteliden zu einer Betrachtung heranzuziehen. Erstens wusste ich aus eigener Erfahrung, dass ihr Grosshirn, was die Oberfläche betrifft, unter allen vollzogenen gyrencephalen Pallien zu den primärsten gehört, dann aber war auch die leichtere Beschaffung des Materials und die geringe Grösse des Gehirns, mit dessen Bearbeitung geringere Kosten verbunden sind, freilich entscheidend.

Das Material bestand aus den Gehirnen von Mustela foina, Eckleben, von Putorius putorius L. und einigen Hirnen von Putorius vulgaris Briss. Dieses reiche Material verdanke ich Herrn A. Siegel, Besitzer des Schwefelbades Langenbrücken bei Bruchsal, der, wie sein greiser Vater es meisterhaft versteht, bei einem frischen Schnee durch Fallenlegen diese Carnivoren zu erbeuten. Die Köpfe dieser wurden mir dann frisch zugeschickt. Hierfür nochmals meinen innigsten Dank!

Über das Gehirn der Musteliden sind einige Angaben in der Literatur vorhanden. So haben Leuret und Gratiolet in ihrem rühmlichst bekannten Werke (20) auch das Gehirn des Steinmarders, des Wiesels, des Fischotters beschrieben und abgebildet. Auch findet sich die Beschreibung und Abbildung des Gehirns zweier anderer Sohlengänger, des braunen Bären und des braunen Coati (Nasua rufa) dort.

Das Grosshirn von Mustela foina ist von oben naturgetreu wiedergegeben, da jedoch weder eine Seitenansicht noch ein medianes Bild entworfen ward, so will ich gleich an meine eigene Beschreibung gehen, da die Nomenklatur dies doch erfordert.

Gleich vorausschicken möchte ich, dass ich auch das Gehirn von Putorius putorius jenem des Steinmarders durchaus gleich fand; die Unterschiede beziehen sich auf einige sekundäre Furchen bei dem Steinmarder, wodurch dieser etwas phyletisch jünger erscheint.

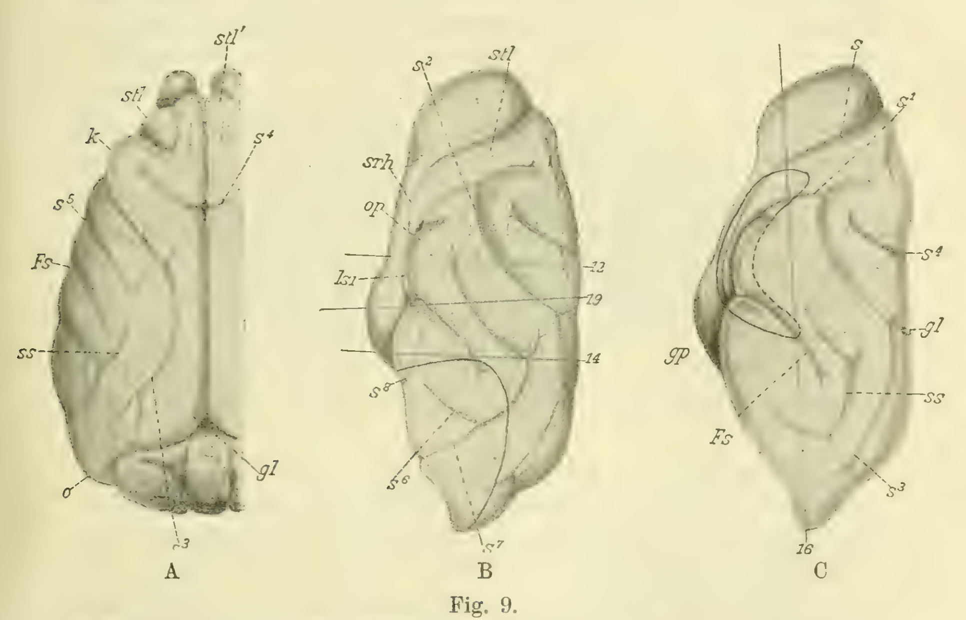


Fig. 9.

Mustela foina. A Das Grosshirn (linke Seite) von oben. B von der Seite. C **Putorius putorius.** Das Grosshirn von der Seite. Die Linien bezeichnen die Schnittrichtung der Textfiguren gleicher Nummern. In C ist mit schwarz die Lage des Insulagebietes bedeckt von Operculum op eingetragen. gp = Gyrus pyriformis; lsi = Lobus supra insularis; Fs = Fissura Sylvii, stl' = äusserer und innerer Stirnlappen; k = Kniegyrus; s = Sulcus interfrontalis (Zwischenstirnlappen-Furche); s^1 = F. genualis externa; s^2 = F. genualis lateralis; s^3 = F. lateralis; s^4 = Fissura cruciata; s^5 = F. antesylvia; s^6 = F. postsylvia (postsplenialis Aut.); s^7 = F. occipitalis; s^8 = F. temporalis; ss = F. suprasylvia; gl = Gyrus lateralis; srh = Sulcus rhinalis.

Der Bulbus olfactorius setzt sich unten mit der bekannten Einschaltung in den Gyrus pyriformis fort (Textfig. 9 gp). An ersteren stösst nach hinten der Lobus, an diesen der Stirnlappen.

Dieser zerfällt durch eine vertikal gerichtete Furche (Textfig. 16 s) in einen äusseren (stl) und inneren (stl') Lappen. Es gelangt diese Furche erst auf Horizontalschnitten zur Beobachtung, da zwischen den beiden Lappen der Bulbus olfactorius (bof) liegt. Der innere Lappen ist schmal (Textfig. 9 A stl'), der äussere breiter. Zwischen dem äusseren Lappen und dem Bulbus zieht somit scheinbar eine Furche nach ventralwärts (C s), doch ist diese Furche eigentlich identisch mit jener zwischen den beiden Stirnlappen; sie möge der Kürze wegen Interfrontalfurche heissen. Mit ihr ist eine Abgrenzung des Stirnlappens gegeben, die sich bis zum Menschen hinauf erhält. Diese Furche geht dann ventralwärts in die seitliche Rhinalfurche über (srh). Dementsprechend setzt sich der äussere Frontallappen unten in einem schmalen Gyrus fort, der oben von der Fissura genualis externa (s^1) begrenzt wird und welche Furche nach seitwärts und oben beginnend von hinten den äusseren Stirnlappen umsäumt. Unten bildet diese Furche gleichzeitig die Grenze des Operculums (op) jenem Gyrus gegenüber, der von unten von der Rhinalfurche begrenzt wird. Diesen Gyrus heisse ich den Suprainsulargyrus (lsi). Dann geht die F. genualis externa hinter dem Operculum in die Sylvische Furche (Fs) über oder besser letztere mündet in sie.

Oben biegt aus dieser Furche der Fissura genualis lateralis (s. Fissura coronalis E. Smith) nach oben und hinten gerichtet im schönen Bogen ab (s^2), dadurch nach auswärts den Kniegyrus (k) begrenzend.

Der innere Frontallappen biegt dorsalwärts in diesen Gyrus über (A) und dieser Umbiegungsschenkel ist von der hinteren des Kniegyrus durch die Fissura cruciata (s^4) getrennt. Jener vordere Schenkel trägt eine seichte Längsfissur, die Fissura sagittalis.

Während der äussere Frontallappen glatt ist, ist die Innenfläche des inneren Stirnlappens wie bei allen Carnivoren durchfurcht. Eine Fissura genualis interna (Textfig. 10 sg) trennt den inneren Stirnlappen von dem Gyrus suprasplenialis (gf) und von der Area praecommissuralis, doch da diese Furche bei dem Iltis nach unten zu kürzer wird, findet bei ihm die letzte Begrenzung nicht statt. Aus dieser Furche gehen zwei Furchenäste nach vorne zu ab. Es ist die obere nicht bei allen

Exemplaren vom Steinmarder gleich mächtig, doch grenzt die untere Furche den unteren Teil des inneren Stirnlappens immer so genau ab, wie bei dem abgebildeten Exemplar. Beim Iltis ist die obere dieser Seitenfurchen bloss angedeutet.

Die Fissura genualis lateralis, nachdem sie den Kniegyrus umsäumt, gelangt nach dorsalwärts und wird hier ohne Unterbrechung zur Fissura lateralis (s[3]), die dann entlang des ganzen dorsalen Palliums nach hinten zieht, dann den Occipitallappen erreichend sich nach aussen wendet, zuvor jedoch sich gabelt, wobei der innere Gabelast, allerdings nur

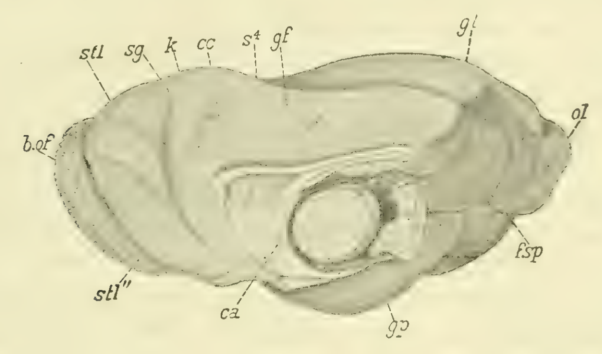


Fig. 10.

Mustela foina. Die rechtsseitige Hälfte des Grosshirns nach medio-sagittaler Durchtrennung. bof = Bulbus olfactorius; cc = Balken; ca = Commissura anterior; gp = Gyrus pyriformis; gf = Gyrus suprasplenialis s. fornicatus s. supracallosus; gl = Gyrus lateralis; stl' = innerer Stirnlappen; stl'' = dessen unterster Teil; k = Kniegyrus; sg = Fissura genualis interna; s[4] = Fissura cruciata; fsp = Fissura suprasplenalis.

beim Steinmarder, den hinteren Rand des Occipitallappens erreicht und bei manchen Individuen sogar nach innen auf denselben umgreift. Es wird dann durch die Medianspalte und die Fissura lateralis ein Gyrus begrenzt, der Gyrus lateralis (gl), der vorne ganz kontinuierlich in den Hinterschenkel des Kniegyrus übergeht. Zwischen beiden befindet sich zwar eine Querfurche, doch ist diese besonders bei dem Iltis sehr gering und erreicht dann nicht immer die Medianspalte.

Es findet der Gyrus lateralis seine innere Begrenzung nicht durch die Medianspalte, diese bildet vielmehr nur die äussere

Begrenzung, sondern die Fissura suprasplenialis (Textfigg. 10 und 12 fsp) ist es, welche die Grenze zwischen ihm und dem Gyrus suprasplenialis (gf) bildet. Die F. suprasplenialis ist tief und zieht auf der medianen Seite mit der Fissura cruciata (Textfig. 11 s⁴) verschmelzend, entlang des Balkens (cc) bis an dessen Knie, biegt dann nach hinten und auswärts, um in occipitalem Gebiet die obere Begrenzung des Gyrus pyriformis zu erreichen (Textfig. 10). Auf diese Weise ist der Gyrus suprasplenialis auch dort hinten deutlich abgegrenzt.

Etwas bevor die Furche an die Grenze des Gyrus pyriformis anlangt, gibt sie nach auswärts eine Zweigfissur ab, die sich dann bei dem Steinmarder, mit einem hinteren Ast der Fissura suprasylvia (Textfig. 9 B s⁷) vereinigend, den Fortsatz des Occipitallappens (Textfig. 10 ol) nach innen umsäumt.

An der freien (inneren) Fläche des Gyrus suprasplenialis befinden sich zwei konstante Fissuren: die eine hinter der Fissura genualis interna und eine andere weiter nach hinten. Hinter dem Balkenknie biegt der Gyrus um dasselbe medianwärts und geht in die Ammonswindung über.

Über der Sylvischen Furche (Textfig. 9 Fs) befindet sich eine Bogenfissur. Der vordere Schenkel dieser setzt sich bei dem Steinmarder weit auf das Operculum hinab, ganz kurz ist er bei dem Iltis, und ist die Fissura antesylvia. Der hintere Schenkel ist die Fissura postsylvia (s⁶), der den bereits erwähnten Ast abgibt und welcher bei dem Steinmarder sich mit dem einen Endast der Fissura suprasplenialis vereinigt. Die Bogenfissur und die Fissura ante-et postsylvia zusammen bilden den Arcus suprasylvius, den ich aus später anzugebenden Gründen Arcus suprasylvius primarius nenne. An dem Temporallappen möchte ich noch einer Furche gedenken, die bei dem Steinmarder sich findet; sie zieht am ventralen Ende gegen die Sylvische Furche (B s⁸).

Das Grosshirn bedeckt die Vierhügel, was zu erwähnen fast überflüssig ist.

Zum Schlusse möchte ich noch einmal darauf hinweisen, dass das Pallium des Steinmarders reicher an Nebenfissuren ist, als jenes vom Iltis. Dieses wieder ist reicher gegliedert als das Pallium des Wiesels. Bei diesem sehen wir die Lateralfurche (Textfig. 24 c) in gleicher Weise entfaltet, doch ganz ohne Neben-

furche. Die Bogenfurche über der Sylvischen Furche ist gleichfalls ohne Zweige.

Demgegenüber verhält sich die Pallialoberfläche von Lutra vulgaris nach Leuret und Gratiolet wesentlich verändert verglichen mit dem von Mustela und Putorius. Da sehen wir denn (Textfig. 26 B) die Lateralfurche unterbrochen (rot), indem der vordere Teil, der in den Sulcus genualis lateralis übergeht, von der hinteren occipitalen Hälfte getrennt ist und diese mit seinem durchtrennten Ende auf den Übergangsschenkel, auf den Kniegyrus, übergreift. Gleichzeitig entsendet die Lateralfurche einen geringen Ast nach seitwärts gegen die Fissura antesylvia zu. Dieser wie auch der Arcus suprasylvius primarius sind gleichfalls da, indessen die Fissura postsylvia kurz ist. Dann finden sich eine Zahl von Furchen vor, die auch auf sekundäre Umgestaltung Mustela und Putorius gegenüber hinweisen.

Ich glaube, dass meine Auffassung über die Gyri bei Lutra durchaus nichts Erzwungenes sei, wenn man die Zustände bei Putorius und Mustela im Auge behält.

Ähnliche Zustände zeigen sich auch bei anderen Sohlengängern, so nach Leuret und Gratiolet bei Nasua. Hier (l. c. Figg. 1, 2, Taf. VI) verhält sich die Lateralfurche genau wie bei dem Steinmarder und Iltis und ist auch der Arcus suprasylvius primarius mit seinen beiden Schenkeln da. Auch die Kreuzfurche verhält sich genau so, was um so bemerkenswerter ist, als sie bei Lutra mit der Längsfurche auf dem Stirnhirn, der Coronalfurche vereint ist.

Es ist bei Nasua dann genau in derselben Weise wie bei den Musteliden durch eine Fissura genualis lateralis, die in die Fissura lateralis nach hinten übergeht, ein Kniegyrus mit einem vorderen und hinteren Schenkel, zwischen denen die Kreuzfurche liegt, begrenzt.

Die nächsten Formen von Sohlengängern, die ich hier auf die Grosshirnfurchen besprechen möchte, sind Meles und Ursus. Ich will hier dies nach Angaben Anderer wiedergeben.

Bei dem Dachs — ich halte mich hier nach den Beobachtungen Flatau und Jacobsohns (l. c. Fig. 45) — geht die Fissura interfrontalis in die Sylvische Furche über, wie bisher, doch tritt von ihr auf dem Operculum eine laterale

Furche ab, welche die Autoren Fissura praesylvia nennen. Verglichen mit Mustela ist dies jedoch das ventrale Stück der Fissura genualis externa. Dies ist dorsalwärts zu unterbrochen und setzt sich nicht fort in die deutlich vorhandene Fissura lateralis (von den Autoren Fissura coronalis benannt, diese Fortsetzung jedoch Fissura lateralis).

Der Arcus suprasylvius prim. ist mit seinen beiden Schenkeln, der Fissura ante- et postsylvia, deutlich.

Bezüglich der Grosshirnoberfläche vom braunen Bären halte ich mich an die Abbildung Leuret und Gratiolets (l. c. Taf. VI), wobei ich bei dem Vergleiche als Ausgang das von Putorius und Mustela betrachte.

Hier greift der vordere Schenkel des Arcus suprasylvius prim., die Fissura antesylvia unter das Operculum ein und sein weiteres Verhalten unter diesem ist an der Abbildung nicht zu erkennen. Das Operculum wölbt sich mächtig herunter, wobei allem Anscheine nach die Fissura antesylvia in die Fissura genualis externa übergeht. Die Fissura lateralis über dem Arcus suprasylvius prim., dessen Hinterschenkel den Temporallappen wie bei Mustela entlang der Länge durchfurcht, bildet einen zweiten Arcus suprasylvius — den ich secundarius nenne — da ersterer infolge sekundärer Entfaltung und Durchfurchung des Gyrus lateralis stark lateralwärts verschoben ward. Infolge davon ist auch die Fissura cruciata stark lateralwärts verlängert und endet mit mehreren Ästen. Die Fissura auf dem Vorderschenkel des Kniegyrus zeigt sekundäre Verzweigungen und Unterbrechungen, wie den der ganze Kniegyrus sich mächtiger entfaltet hat.

Fassen wir nun bezüglich der Sohlengänger das hier Mitgeteilte zusammen, so ergibt sich folgendes: Bei diesen zeigt sich eine Furchenbildung, die in diesem schon höherem Grade noch immer im Verhältnis zu anderen Furchungsbildungen als ursprünglich zu betrachten ist. Im ursprünglichen Falle (Putorius vulgaris, putorius und Mustela foina) zeigt die Fissura cruciata die Grenze eines Stirnhirnteils an, wobei der Stirnlappen schon in einen äusseren und inneren Unterlappen zerfallen ist. Der Übergang zum dorsalen Pallium, dem Gyrus

lateralis, wird durch den Kniegyrus vermittelt. Die Begrenzung dieses erfolgt durch die Fissura genualis lateralis, die ununterbrochen sich in die Fissura lateralis fortsetzt, wobei sie sekundär von jenem getrennt sein kann (Lutra).

Zeigt sich schon bei Lutra und in geringerem Grade wohl auch bei Meles eine höhere Entfaltung des Kniegyrus, so ist diese Entfaltung noch fortgeschrittener bei Ursus. Eine Fissura interfrontalis trennt die beiden Stirnlappen von einander und geht dann ventralwärts in den Sulcus s. Fissura rhinalis kontinuierlich über. Eine Fissura genualis externa begrenzt nach unten das Operculum und findet ihre Fortsetzung in der Sylvischen Furche. Diese wird überwölbt durch einen Arcus suprasylvius primarius, dessen vorderer Schenkel, die Fissura antesylvia, sich aufs Operculum fortsetzt, indessen der hintere Schenkel, die Fissura postsylvia, in gleicher Weise den Schläfenlappen zerlegt.

An diesen bezüglich einer Gyrencephalie noch immer ursprünglichen Zustand im allgemeinen Teile anknüpfend, soll hier nun der innere Bau des Grosshirns von Mustela foina und Putorius putorius erörtert werden.

In den vorigen zwei Abschnitten wurde ausgeführt, dass die einheitliche Cingularbahn der Chiropteren, in der nicht nur Pallialfasern vom Occipitallappen in den Stirnpol gelangen, sondern auch ammonale Fasern verlaufen, die zum Teil Faserbündel des Funiculus olfacto-corticalis superius sind, sich nach seinen zwei Bestandteilen in eine palliale und ammonale Bahn trennt bei Erinaceus. Dieselben Verhältnisse finden sich auch bei der Maus und bei allen Placentaliern, mit Ausnahme eben der Chiropteren. Mit der Trennung wird auch der Ort des Verlaufes bestimmt. Die palliale Bahn verläuft wie bei Chiropteren, das gesamte Cingulum median an der Corona radiata, indessen das palliale in der plexiformen Schicht der Rinde jederseits über dem Balkenkörper sich befindet. Die Ränder der Bündel beider Cingula berühren sich aber fast überall, so auch bei Mustela und Putorius.

Es zieht in dieser Weise diese mächtige Bahn in gleicher Richtung über den Balkenkörper und auf sagittalen Längs-

schnitten Weigertscher Präparate, die doch immer ansehnliche Dicke besitzen, wird eine einheitliche Bahn vorgetäuscht (Textfig. 11 cm), was es ja doch nicht ist.

Das Verhalten ist vielmehr folgendes. Die ammonalen Fasern kommen (oder gehen vielmehr hin) aus der Höhle der Fascia dentata, biegen dann am Rande des Balkenknies über den Balken und ziehen auf diese Weise nach vorne, gerade wie bei Erinaceus in gleicher Weise Fibrae perforantes abgebend.

Die pallialen Fasern sammeln sich gleich oberhalb des Gyrus ammonis hinter dem Balkenknie aus dem hinteren Umschlagsrande des Gyrus splenialis (Textfigg. 11, 10), wie ich dies bereits für die Maus abgebildet habe (17, Fig. 6), doch ebenso wie dort (Fig. 5) gelangen entlang des ganzen Verlaufes neue Fasern aus der Rinde in das Bündel, wie dies dann auch für Erinaceus festgestellt ward.

Vorne vor dem Balkenkopf biegt dann das Bündel nach unten, vermengt sich hier aber dann mit dem Bündel des ammonalen Cingulums. Da auch aus dem Stirnhirn Fasern hinzutreten, so wird die Sache hier kompliziert. Immerhin liess es sich schon für die Maus feststellen, dass ein Teil des Bündels vor dem Septum pellucidum nach ventralen Rindengebieten gelangt, indessen der andere Teil in den Fasciculus olfactoriocorticalis superior einbiegt. Ein Teil dieser letzteren geht aber im Stirnhirn auf. Ähnliches sieht man ja auch bei den Musteliden (Textfig. 11), allein Horizontalschnitte geben noch weiteren Aufschluss. Man sieht an solchen (Textfig. 16), dass aus dem nun gemeinsamen Cingularbündel (cm) in das Septum ein aus feinen, doch noch immer markhaltigen Fasern bestehendes Bündel (c) in das Septum pellucidum (sp) einbiegt, um dann dort in einen lateralen und medialen Teil zu zerfallen, die sich beide im Septum aufsplittern. Es sind dies die sogenannten „weissen Bündel des Septum“. Freilich ist dieses Bündel nichts besonderes, sondern in dieser Weise greift das ganze nach unten biegende Bündelsystem, mit Ausnahme des vordersten Teiles, in den lateral vom Ganglion areae olfactoriae (Textfig. 11 gao) gelegenen Rindenteil ein. Aber damit wäre die Sache noch nicht erledigt.

Horinzontal oberhalb des Balkens durch die Rinde geführte Schnitte weisen in dem cingularen System noch eine Längsbahn auf, welche den inneren und äusseren Stirnlappen, besonders aber

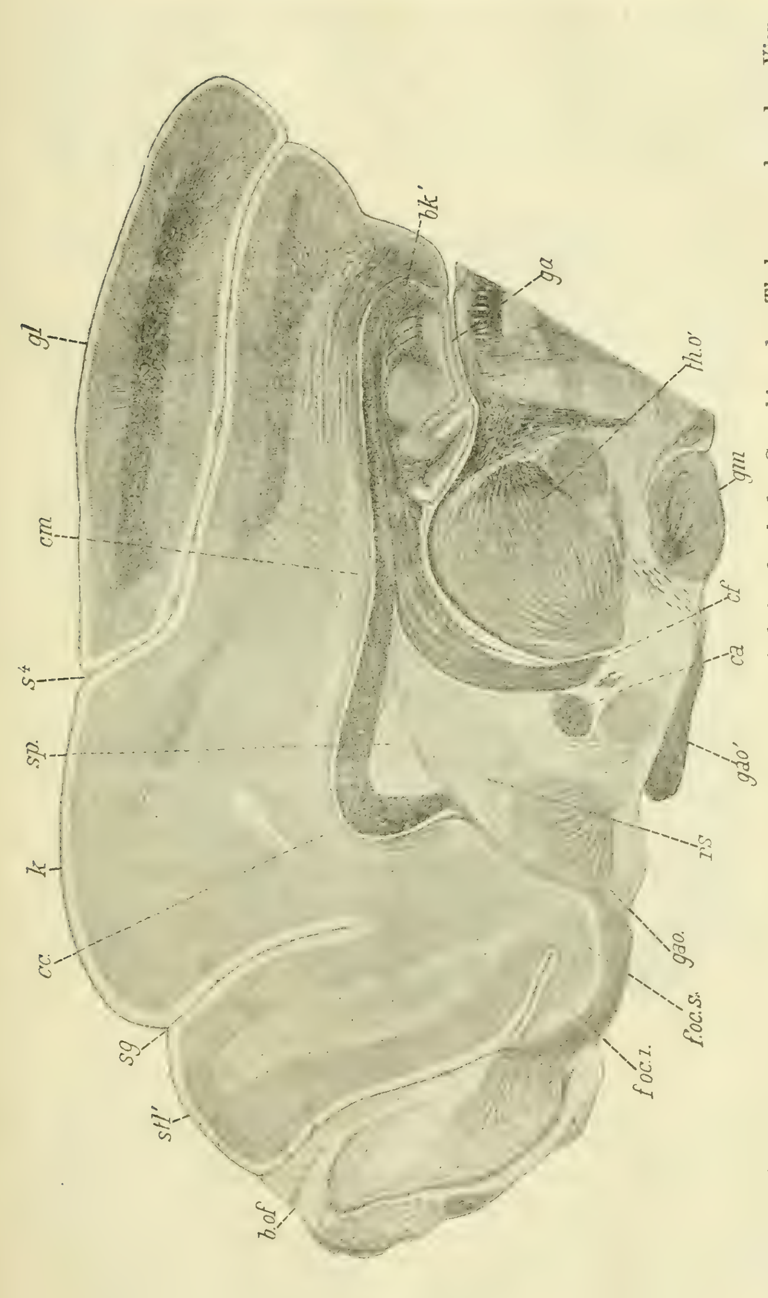


Fig. 11. Putorius putorius. Nicht ganz medianer Sagittalschnitt durch das Grosshirn, dem Thalamus und vordern Vierhügeln. b. of = Bulbus olfactorius; foc. i. = Funiculus olfactorio-corticalis inferius; gao = Ganglion areae olfactoriae anterius et gao' = posterius; rs = Funiculus areae-septalis (Riechbündel); ca = Commissura anterior; cf = Columna fornicis; gm = Ganglion mammilare; th. o = Thalamus opticus; ga = Gyrus ammonis; bk = Balkenknie; cc = Balken; cm = Cingulum; sp = Septum pellucidum; gl = Gyrus lateralis; s^4 = Fissura cruciata; k = Kniegyrus; sg = Fissura genualis interna; stl' = innerer Stirnlappen.

ersteren mit dem occipitalen Mantel verbindet. Aber auch hier handelt es sich eigentlich nur um eine Bahn innerhalb des Gyrus suprasplenialis, wenngleich auch ein Teil von ihr den Occipitallappen selbst mit dem Stirnhirne in Verbindung bringt. Das eine dieser Bündel kommt aus dem schon angegebenen Teil des

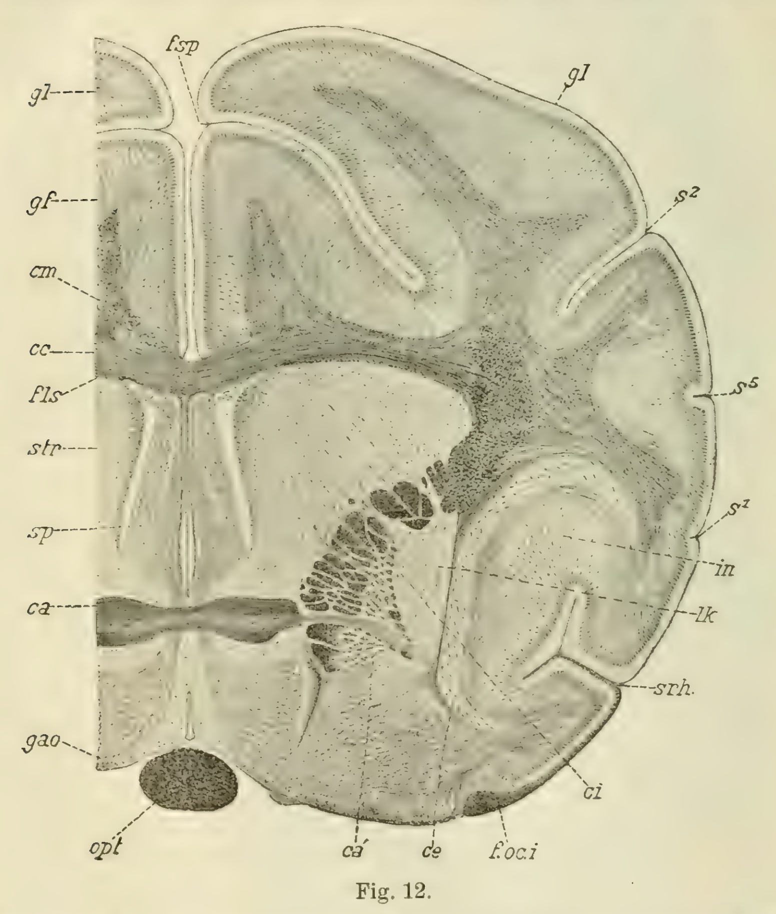


Fig. 12.

Mustela foina. Querschnitt durch die rechte Hälfte des Grosshirns durch die Commissura anterior (ca). gao = Ganglion areae olfactoriae. opt = Opticus; ce = Capsula externa; ci = Capsula interna; srh = Fissura rhinalis; in = Insula; s^1 = Fissura genualis externa; s^5 = Fissura antesylvia; s^2 = Fissura genualis lateralis; gl = Gyrus lateralis; fsp = Sulcus splenialis; gf = Gyrus suprasplenialis; cm = Cyngulum; cc = Corpus callosum; fls = Fasciculus longitudinalis epistriaticus; str = Striatum (Nucleus caudatus); sp = Septum pellucidum.

Gyrus suprasplenialis, erreicht vorne dann die beiden Frontallappenteile (Figg. 23, 24 cm), gabelt sich hier entsprechend der Corona radiata und gelangt durch die Marklage hindurch in die Lappen. Besonders gut war dies für den inneren Lappen (stl') zu sehen. Das andere im Fasersystem lateralwärts gelegene Bündel (Fig. 24 cm') ist durch die supraammonal gelegene Corona radiata bis in den Occipitallappen (ol) verfolgbar. Sein vorderes Verhalten ist gleich dem des inneren Bündels.

Es ist somit das cingulare Bündelsystem der Musteliden ein solches, das Fasern aus dem Funiculus olfacto-corticalis superior in die Fascia dentata befördert, andererseits aber Rindenteile des Palliums untereinander in Verbindung setzt. Diese Verbindung ist nun aber keine beschränkte, sondern dehnt sich auf den Occipitallappen, den ganzen Gyrus suprasplenialis, die Stirnlappen, dem ventralen Rindenteil und auch auf das ganglienzellreiche Septum pellucidum aus. Es sind Associationfasern, die sich ja auch bei den Lissencephalen vorfinden, doch mit der Gyrencephalie eine entsprechende Vermehrung fanden. Im Balkenkopf sich kreuzende Fasern dieser Art habe ich nie beobachtet.

Bezüglich jener Fasern, die in das Septum gelangen, glaube ich, dass sie wohl zum grössten Teil dort enden, allein wie bei der Maus (l. c. Fig. 15) Igel und Fledermaus habe ich auch hier deutlich gesehen, dass aus dem Fasciculus areae-septalis Bündel sog. Fibrae perforantes in das Cingulum gelangten, welche dem ammonalen Teil zuzuzählen sind.

Noch eines anderen Längsbündelsystemes möchte ich hier gedenken, obgleich ich volle Klarheit darüber nicht gewinnen konnte. Aus sehr feinen markhaltigen Fasern bestehend, liegt diese Längsbahn, eine breite dünne Lage bildend (Textfigg. 12, 14, 15 fls) über dem Striatum oder Nucleus caudatus, im Ventriculus lateralis der Corona radiata oben über dem Gyrus ammonis fest an (Textfig. 14 fls) und ist in dieser Lage bis in das hinterste Ende des Gyrus splenialis (Textfig. 18 gf) verfolgbar. Es kommt von dort, doch wo es vorne endigt, blieb mir unbekannt. Vielleicht ist der Name Fasciculus longitudinalis epistriaticus dafür einstweilen verwendbarer, als der bisher übliche „Stratum subcallosum", denn er drückt wenigstens aus, dass es sich um ein Längsbündelsystem handelt. Ich habe diese Bahn weder bei Chiropteren noch dem Erinaceus und der

Maus gesehen, woraus ich schliesse, dass sie dort noch in der Corona radiata verborgen liegt.

Das Balkensystem hoch entwickelt und bereits in der horizontalen Lage (Textfig. 11), ist von ansehnlicher Länge. Die Oberfläche des Balkens ist weder flach noch nach oben zu konkav gebogen, wie die der Primaten, sondern von oben nach unten etwas muldenförmig eingebogen. Ob dies möglicherweise postmortal in so hohem Grade erfolgt, möchte ich unentschieden lassen; es ist mir unwahrscheinlich.

Bekanntlich kommen auf der Balkenoberfläche des Menschen gewisse längsverlaufende Streifen vor, es sind dies jederseits eine Stria medialis und eine Stria lateralis. „Beide diese Teile“ sagt Kölliker (l. c. pag. 770) „gehen aus dem äusseren embryonalen Randbogen oberhalb des Balkens hervor und sind demzufolge Teile der medialen Hirnwand, die bei dem Hervorwachsen des Balkens gewissermaßen von demselben mitgenommen werden und vom Gyrus fornicatus abzweigen.“ Es sollen die Striae mediales dabei durch die sogenannte Fasciola cinerca in die Fascia dentata übergehen. Es wird dann allgemein angenommen, dass nachdem der Gyrus ammonis und mit ihm seine Fascia durch das Corpus callosum nach rückwärts gedrängt wird, von ihm ein rückgebildetes Stück auf dem Balken bleibt, eben die genannten Streifen.

Es hat bereits Golgi darauf aufmerksam gemacht, dass ein unmittelbarer Übergang von der Stria in die Fascia dentata nicht immer wahrnehmbar sei (50) und das Bindeglied im besten Falle eine sehr dünne mikroskopische Lage sei. So bei dem Hunde.

Auch bei den Musteliden sind ähnliche Verhältnisse wie bei dem Hunde. Es gibt nur Striae laterales, d. h. eins auf jeder Seite. In der Gegend der Commissura anterior am mächtigsten, doch nur mikroskopisch wahrnehmbar, führt die ganz platte Bildung Cingularfasern in sich (Textfig. 12 cm). Weiter nach hinten wird dann das Bändchen immer schmäler und liegt hier unter den Cingularfasern (Textfigg. 12, 14). So geht es dann in die Fascia dentata über.

Das die Stria terminalis bei den Primaten in solch mächtiger Entfaltung auftritt, wäre wohl darauf zurückzuführen, dass sie hinten noch eine verhältnismässig junge Formation darstellt.

Ihre Zusammengehörigkeit mit der Fascia dentata wird übrigens auch daraus klar, dass sie Cingularfasern führt.

Wo der Gyrus ammonis mit seiner Fascia dentata bis weit nach vorne reicht, ist letztere, wie ich es von Echidna her weiss, glatt, und so verhält sie sich auch bei Chiropteren, Erinaceus und selbst bei Glires. Erst bei Musteliden finde ich eine gezähnte Fascia dentata. Es wäre also wohl anzunehmen, dass die Fascia dentata bei ihrer Bedeutung als Endstätte von Cingularfasern von so hoher Bedeutung sei, dass sie den von vorne nach hinten erfolgten Verlust durch kräftigeres Entfalten ersetzt, was in einer Flächenvergrösserung besteht, und in Ermangelung des Raumes sich faltet, wodurch die Bezahnelung entsteht.

Schon bei der Maus hatte ich bemerkt, dass der vordere Abschnitt, beiläufig die vordere Hälfte, des Balkens aus gröberen Fasern besteht als die hintere. Dies sehe ich auch bei den Musteliden so (Textfig. 11), hierbei setzt sich die Lage der gröbern Fasern dorsalwärts ein Stück noch auch auf die hintere Balkenhälfte fort. Das darunter liegende Stück, sowie das ganze Balkenknie (bk) bestehen aus feinern Fasern.

Wie Kölliker für das Kaninchen und ich für die Maus es wohl am deutlichsten dargestellt haben, begibt sich die Columna fornicis als „Fornix longus“ ins Balkenknie, nachdem es sich bedeutend verschmälert, dort in mehrere Endbündelchen zerfallend. Diese streben nach oben, und in die untere psalteriale Hälfte des Balkenknies, wie dies letztere Kölliker wiedergibt.

Ich habe dieses Verhalten bei den Musteliden besser verfolgen können als bei der Maus. Das Balkenknie besteht, wie denn überall, aus einem dorsalen ganz pallialen und einem ventralen ausschliesslich ammonalen Abschnitte. Es splittert sich nun das Ende des Fornix longus mit seinen Endbündeln sowohl im dorsalen, als auch dem ventralen Teil des Knies, also im ganzen Knie auf. Von der Aufsplitterung in dem ammonalen Knie gelangte bei den Nagern nichts zur Beobachtung. Es zieht dann bei den Musteliden der Fornix longus, zwischen Balkenkörper und Psalterium gelegen, nach vorne um dann als Columna fornicis (cf) nach unten zu biegen. Was nun bei diesem Verhalten auffällt, ist der Umstand, dass der lange Balken vom Balkenknie angefangen bis zum Fornixteil fortwährend an Fasern zunimmt.

Ich habe bei der Maus gezeigt (l. c. Fig. 4), dass der eigentlichen Columna fornicis sich ein gleiches Bündel aus dem

Psalterium zugesellt, das ihn dann kreuzt und ins Ganglion areae olfactoriae gerät; diese nannte ich Columnae ammonis.

Bekanntlich hat Kölliker den Ursprung des Fornix longus in die oberflächliche Lage des Ammonshorns, in das Subiculum verlegt. Dazu hatte ich dann bemerkt, „dass jene Fasern, die aus dem dorsalen Teil der oberflächlichen Faserlage des Gyrus ammonis oder des Alveus herzukommen schienen, eigentlich auch aus dem Subiculum herrühren und sich jener Faserlage bloss für kurze Strecke angeschlossen haben, um dann durch den ventralen Abschnitt des hintern Balkens in den Fornix longus zu gelangen. Das Gleiche gilt von jenen dorsalwärts durch den Balken zum Fornix longus hinziehenden Fasern. Auch diese gelangen aus der Zellenschicht des oben in die Ammonsfalte sich umbiegenden Rindenteils, des Subiculums, über den Balken.

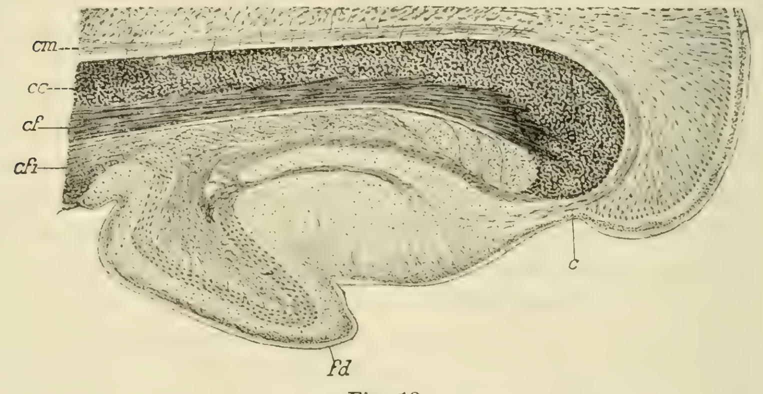


Fig. 13.

Putorius putorius. Stück aus einem Sagittalschnitte weiter lateralwärts als Fig. 11, das Hinterende des Balkens zeigend. cm = Cingulum; cc = Corpus callosum; cf = fornix longus; Fi = Fimbria; fd = Fascia dentata.

Meiner Erfahrung nach entspringt (oder endigt) der Fornix longus im Subiculum und nicht in der eigentlichen Ammonswindung, wie dies Ganser (l. c.) für Talpa berichtet. Die so allmählich, oft bis zur Balkeneinsenkung sich sammelnden Bündel vermehren dann den Fornix longus immer mehr, bis er dann, jederseits ein ansehnliches Bündel unter dem Balken bildend, schliesslich im Septum pellucidum einen Bogen beschreibt und als Columna fornicis weiter zieht“ (l. c. pag. 458). Mit der Columna fornicis zieht dann kurze Strecke die Columna ammonis.

Ich habe also hier einen doppelten Ursprung des Fornix ermittelt, einen pallialen und einen ammonalen. Diesen Befund sehe ich nun nicht bloss bestätigt bei den Musteliden, sondern kann durch diese letztere meine Beobachtungen an der Maus ergänzen.

Die Teilung des Fornix in einen oberen pallialen Abschnitt und einen unteren fimbrialen Teil, ist hier noch deutlicher. Auf einem etwas von der medio-sagittalen Ebene lateral gelegenen Sagittalschnitte (Textfig. 13) sehe ich nun, dass der dorsale Teil des Fornix longus (cf) einen grossen Zuschuss aus dem pallialen Balken erhält, welcher doch nicht ausschliesslich auf das Subiculum sich beschränken kann und gleichfalls rein pallialen Ursprungs ist. Allenfalls rühren die meisten Fasern aus dem Hinterende des Gyrus splenialis her. Der psalteriale Abschnitt (cfi) beschränkt sich völlig auf die Ammonsfalte und bezieht Fasern aus dieser selbst, wie auch aus der Fascia dentata (fd) und zwar aus beiden Seitenhälften, wobei die gekreuzten Fasern das Psalterium durchsetzen. Die Verhältnisse waren denn auch bei Erinaceus deutlich erkennbar.

Somit ist der Fornix eine ähnliche gemischte Bahn wie das Cingularsystem. Dabei verbindet der Fornix pallialis hinterste Teile der Gyrus splenialis beider Seitenhälften und ammonale Teile mit dem Ganglion mammillare, der ammonale Fornix den Gyrus ammonis und die Fascia dentata beider Seiten mit dem Ganglion areae olfactoriae posterius.

In gleicher Weise wie überall erfolgt die Bildung des alveolaren Faserüberzuges über den Gyrus ammonis. Zum Teil ist es die Ganglienzellage um den Gyrus selbst, zum Teil die Höhle der Fascia dendata von wo aus die Fasern herkommen (Textfigg. 14, 16, 17, 18) und in gleicher Weise erfolgt auch die Verbindung der beiderseitigen Gyrii untereinander durch das Psalterium hindurch (Fig. 25, Textfig. 15 ps). So verhält sich auch die Verbindung zwischen dem ventralen und dem dorsalen Gyrus ammonis (Textfig. 14 ga′ und ga). Diese Verbindung, auf dem abgebildeten Querschnitte noch durch die coronale Einstrahlung in den Thalamus unterbrochen, verbindet als mächtiges Faserbündel die beiden Gyrusteile, wobei sie aber von dem von unten nach oben ziehenden Gyrusteil (Textfig. 15) ja nicht getrennt ist, vielmehr dessen vordere Seite darstellt. Dabei zeigt

es sich, dass sein die beiden Teile (oben und unten) der Fascia dentata verbindender Abschnitt, im Gyrus sich auch weiter nach hinten zu erhält (t). Es lässt sich somit eine alveoläre und eine fasciale Verbindung zwischen der untern und obern

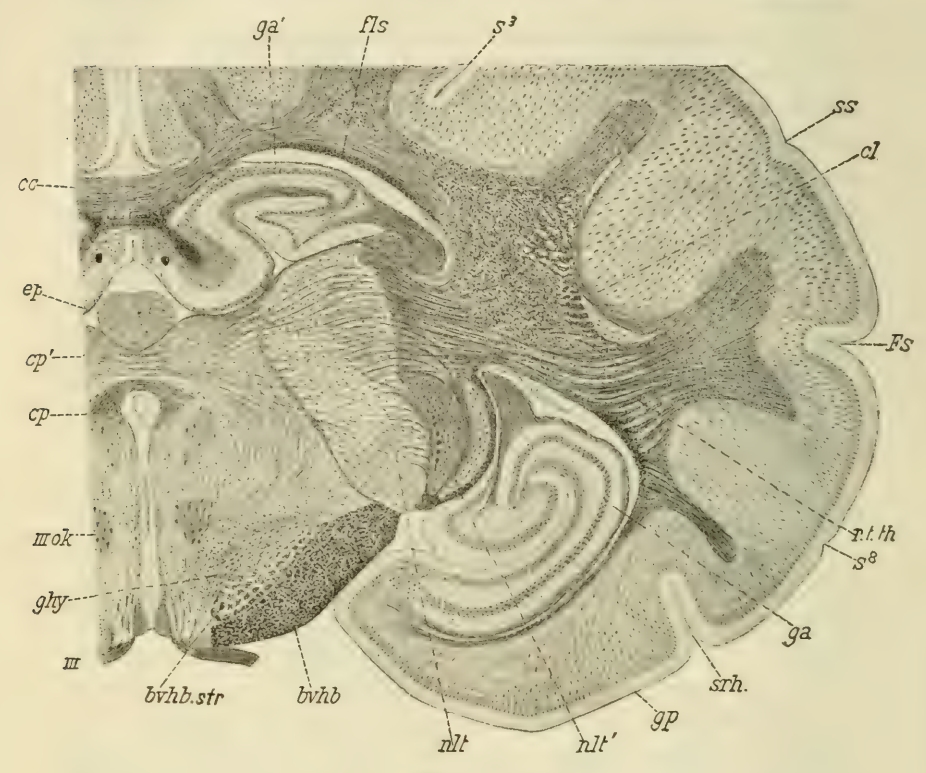


Fig. 14.

Mustela foina. Querschnitt durch die rechte Grosshirnhemisphäre und den Thalamus in der Epiphysengegend. cc = Corpus callosum; ep = Epiphyse; cp, cp' = Commissura posterior; III = Oculomotorius; III ok = dessen Ventralkern; ghy = Gangl. hypothalam. und bvhb = basales Vorderhirnbündel; bvhb. str = dessen striataler Teil; nlt = Nucl. lat. thalami; ga = Gyrus ammonis ventralis; ga' = Gyrus ammon. dorsalis; srh = Fissura rhinalis; s^8 = Fissura temporalis; Fs = Fiss. Sylvii; cl = Capsula lateralis; ss = Fissura suprasylvia; s^3 = Fiss. genualis lateralis; r. t. th = Radiatio temporo-occipitalis thalami.

Gyrushälfte unterscheiden. Sehr ausgedehnt ist die Querverbindung zwischen den beiden Ammonsfalten, das Psalterium, wie Sagittalschnitte zeigen (Textfig. 11).

Der jederseitige Funiculus areae-septalis zieht, von dem Ganglion arcae olfactoriae anterius (gao) wie vom posterius (gao') Fasern erhaltend, in das Septum (Textfig. 12), um dann nach



Fig. 15.

Mustela foina. Querschnitt durch die rechte Grosshirnhemisphäre in der Occipitalgegend. gl = Gyrus lateralis; gf = Gyrus suprasplenialis; cc = Corpus callosum; ga' = Gyrus ammonis dorsalis und ga = ventralis; nlt = Nucl. lat. thalami; Fs = Fissura Sylvii; gps = Gyrus postsylvius; ss = Fissura suprasylvia; s^2 = Fiss. lateralis; gp = Gyrus pyriformis; srh = Fiss. rhinalis.

rückwärts biegend (Textfig. 11 rs) und am Ende des Septum pellucidum nach aussen der Fascia dentata anlagernd, als Fimbria den Gyrus ammonis zu erreichen. Es gelangt die Fimbria an

den ganzen vordern freien Rand des Gyrus und seine Fasern durchsetzen dann zum Teil die alveolare Verbindung zwischen der dorsalen und ventralen Gyrushälfte, wobei die beiderlei Fasern sich unter sehr spitzem, nach hinten und lateralwärts zu gerichteten Winkel schneiden. Den richtigen Begriff hierüber gewährt die Vergleichung der Textfigg. 14, 18 und der Fig. 25 miteinander.

Es treten auch die Fimbriafasern mit der Ganglienzellage des Gyrus ammonis und mit der Höhle der Fascia dentata in Verbindung, wie die verschiedenen Abbildungen zeigen.

Es sammeln sich die Fasern aus der Pallialrinde in der Corona radiata und es gewährt deren Verhalten nun infolge der Gyrencephalie ein wesentlich anderes Bild als bei den Lissencephalen. Dazu kommt noch der Umstand, dass obgleich schon mit noch bestehender Lissencephalie bei den Formen mit starker Balkenbildung, wie etwa bei den Glires, eine physiologische Differenzierung im Pallium erfolgt ist, diese bei den gyrencephalen Placentaliern doch schärfer umgrenzt erscheint, indem die bestimmten Bereiche schärfere Sonderung eingehen. Denn zweifellos ist die physiologische Manteldifferenzierung der Musteliden schon eine unvergleichlich höhere als jene der Glires, wie denn erstere auch eine höhere Intelligenz aufweisen wie letztere. Dies wird wohl kein Tierkenner, dessen Sinn für die Tierwelt nicht bloss auf das Laboratorium beschränkt bleibt, bezweifeln. Das schwierigere Erlangen ihrer Beute musste die Raubtiere auf eine höhere Potenz der Gehirntätigkeit erheben, wie die gleichförmige Lebensweise der Nagetiere diese zu fördern vermöchte. Dass auch unter den Nagern eine höhere Entfaltung bestehen kann, dass wissen wir für Dolichotis patagonica durch Beddard, der ja bei dieser Form eine Fissura Sylvii und eine Lateralfurche neben andern Furchen feststellen konnte. Diese Form ist aber wie zuerst nach Darwins Reise bekannt wurde, ein höchst intelligentes Tier.

Am Stirnhirn der Musteliden ist, wie schon mitgeteilt, die Teilung in zwei Lappen erfolgt. Der innere Lappen ist derjenige Teil, der mit dem Bulbus olfactorius wie der Stirnpol der Chiropteren, Insektivoren u. A. in nächster Beziehung bleibt, in erster Linie durch den Funiculus olfacto-corticalis superior, indessen der äussere Lappen auf höhere Entfaltung zurück-

zuführen ist, was unter anderm sich auch in seiner nächsten Beziehung zum Inselgebiet äussert.

Was zunächst den innern Frontallappen betrifft, so steht er, wie eben erwähnt, mit dem Bulbus olfactorius (Textfig. 11 bof) in Beziehung dadurch, dass der Funiculus olfactorio-corticalis superius (f. oc. s), zuerst im Lobus olfactorius gelegen, aus dessen Ganglienlage es sich sammelt, nach oben zu biegt und im Markteil des Lappens (stl') sich auflöst. Das nähere histologische Verhalten dieser Fasern ist zur Zeit nicht bekannt. Aus dem Markteile gelangen dann Fasern in den Balken und lateralwärtige in den Markteil des äusseren Lappens (Figg. 23, 24, 25). Ein Teil der Lappenfasern gelangt als Associationsfasern in den äussern Lappen, ein anderer aber gelangt in diesem Lappen in das Netzwerk des Inselgebietes, in der Capsula lateralis (Textfig. 16 cl) zur Auflösung. Ein dritter Teil endlich biegt in die Capsula interna (ci) ein, um zu Fasern des basalen Vorderhirnbündels zu werden.

Der äussere Stirnlappen steht mit dem Lobus olfactorius in keiner Verbindung, denn jener Markstreifen, welcher sich zwischen dem vordern Teil des Lappens und dem Lobus olfactorius befindet (Textfig. 18 cl) ist die Capsula lateralis, wie wir es noch sehen werden. Es entsendet dann der äussere Lappen auch Fasern in die Capsula interna, doch vielleicht nicht so viele als der innere Stirnlappen. Wesentlich an dem äussern Lappen ist aber sein enger Zusammenhang mit dem Inselgebiet, denn nicht nur setzt sich die Capsula lateralis (Textfig. 16, 17, 18 cl) direkt in seine Markmasse fort, dort ihr Ende findend, sondern auch das Claustrum (cla) mit seinem vordern Ende hört in ihm auf, gleich der Capsula externa (ce), wodurch aber der äussere Stirnlappen mit dem grossen Assoziationgebiet, dem Inselgebiet nämlich in der engsten Verbindung ist.

Es hat sich somit dem Stirnhirn der Chiropteren, Insektivoren, Glires und auch gewissermassen den Edentaten gegenüber mit der morphologischen Differenzierung des Stirnhirns in einen innern und äussern Lappen, welche Differenzierung sich dann ja überall unter den Gyrencephalen findet, wohl auch eine physiologische vollzogen, was wir aus dem histologischen Verhalten einstens erkennen werden. Während dann der innere Lappen die Beziehung mit der Lobus-

olfactoriusrinde sich behält, erringt der äussere Lappen eine mehr selbständige Stellung und die direkte Beziehung zum Inselgebiete.

Die Corona radiata oder die Markstrahlung erhält ihre Fasermassen aus den beiden Stirnlappen, dem Operculum, dem Kniegyrus, dem Lateralgyrus, dem Gyrus suprasplenialis, dem Gyrus suprasylvius, den beiden Sylvialgyri und dem Occipitallappen, das Inselgebiet bleibt davon aber ganz ausgeschlossen. Eine mächtige Markmasse bildet die Corona auf diese Weise (Textfig. 12, 14, 15, 18; Figg. 23, 24), in welcher Fasern nach allen Richtungen verlaufen und aus welcher die Fasern auch dem pallialen Balken (cc) zugeführt werden.

Entsprechend der Mächtigkeit der Gyri sind die Marklamellen in den Frontallappen, dem Laterallappen und dem Gyrus suprasplenialis, ferner den beiden Prosylviallappen, die sich im Operculum vereinen, schmal, in letzterem jedoch mächtig. Am mächtigsten ist jedoch die Markmasse des Temporallappens hinter der Fossa Sylvii (Textfig. 15 gps) oder dem Gyrus postsylvius. Jener Gyrus zwischen dem Lateralgyrus und Fissura suprasylvia, der in dem Occipitallappen endet (Textfig. 9) besitzt gleichfalls eine ansehnliche Markmasse (Textfig. 18). Nur die Markmasse des hinteren Gyrus pyriformis (Textfig. 14, 15 gp) ist eine dünne Lamelle.

Die centrale Corona radiata ist am mächtigsten im Bereiche des Thalamus opticus, wegen der Fasermasse die sich hier sammelt um in den Thalamus zu gelangen (Textfig. 14). Diese Stelle liegt genaustens in der Höhe der Fissura suprasylvia (ss).

Aus der Corona radiata gelangt ein gut Teil in von frontal nach unten und kaudal gerichtetem Verlaufe (Textfig. 18) an die Seite des Striatums oder des Nucleus caudatus um hier die unter dem Namen Capsula interna bekannte breite Markmasse zu bilden (Textfig. 16). Es durchzieht somit dieses Fasersystem nicht mehr in jener diffusen Weise den Streifenkörper wie noch bei den Glires, sondern bildet lateral vom Streifenkörper die breite Capsula interna und im Streifenkörper befinden sich nur jene verhältnismässig schmale, zerstreut liegende Faserbündel (Textfigur 12, 16, 18), welche sich im Streifenkörper, dem Striatum, entspringen oder dort endigen. Es ist somit bei den Musteliden zum ersten Male eine Sonderung zwischen dem nach unten und hinten ziehenden Bündelsystem aus der

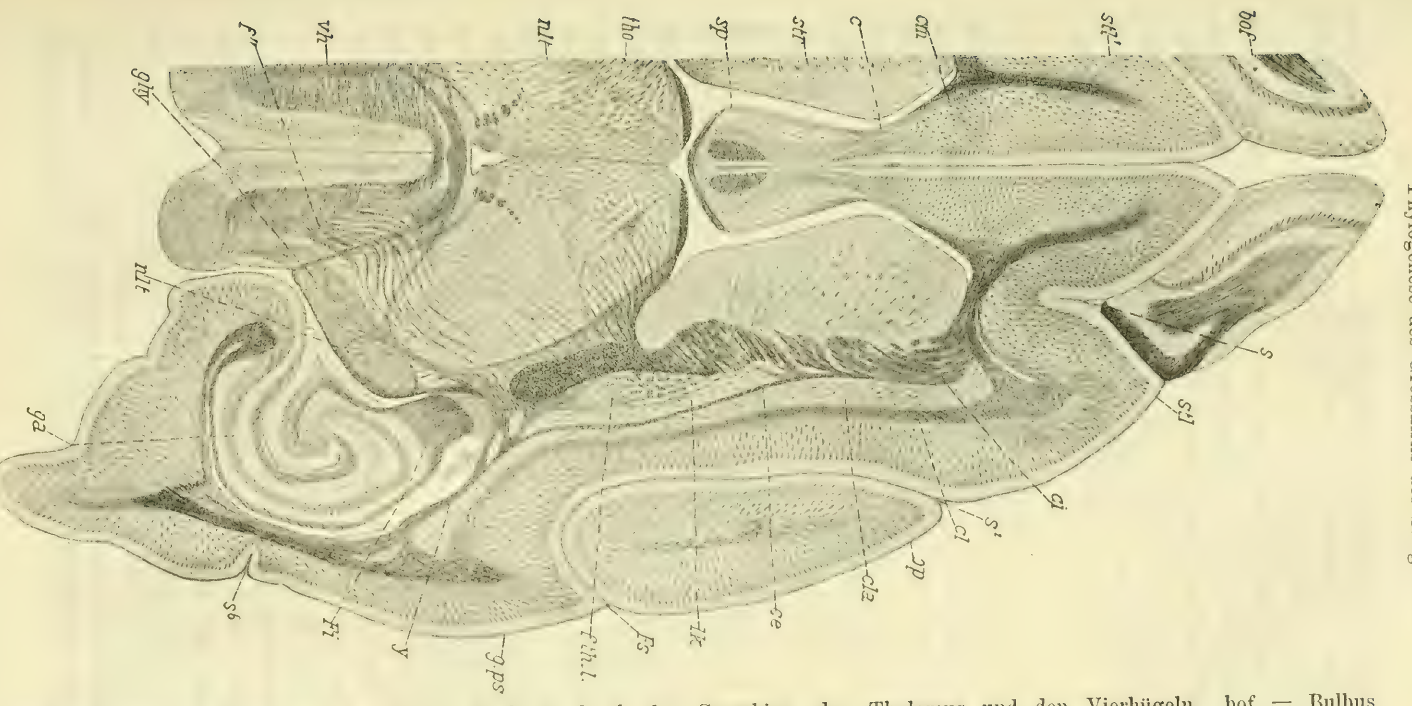


Fig. 16. Putorius putorius. Horizontalschnitt durch das Grosshirn, den Thalamus und den Vierhügeln. bof = Bulbus tlfactorius; stl = äusserer, stl' = innerer Stirnlappen; s = Fissura interfrontalis; str = Striatum; sp = Septum pellucidum; oho = Thalamus opticus; vh = Vierhügel; ghy = Ganglion hypothalamicum laterale; nlt = Nucleus lateralis thalami; ga = Gyrus ammonis; s^6 = Fissura postsylvia; gps = Gyrus postsylvius; Fs = Fissura Sylvii; lk = Linsenkern; ci = Capsula interna; ce = Caps. externa; cl = Caps. lateralis; cla = Claustrum; op = Operculum; s^1 = Fossa genualis externa; Fi = Fimbria; y = Fasciculus longitudinalis inferior.

Corona radiata und den Striatumbündeln eingetreten, was ja wieder nur auf die höhere Differenzierung im Pallium zurückzuführen ist.

Es fasst die Capsula interna zweierlei Bündelsysteme in sich: erstens die, welche dem basalen Vorderhirnbündel angehören und zweitens jene, welche das Pallium mit dem eigentlichen Thalamus verbinden. Es sollen die Verhältnisse dieser beiden Bündelsysteme zum Schlusse erörtert werden, hier möchte ich zuvor noch die Commissura anterior und das Inselgebiet besprechen.

Es besteht die Commissura anterior (Textfig. 11 ca) aus einem aus groben Fasern gebildeten vordern, und einem aus feinen doch auch markhaltigen, viel kleineren hintern Abschnitte. Der vordere Abschnitt gehört ausschliesslich dem Tractus cruciatus olfactorii an. Es ist also von dem nicht olfactorialen Abschnitt nur wenig noch übrig, wie übrigens ja auch bei den Glires. Dieser letzte Abschnitt (Textfig. 12 ca′) durchsetzt dann jederseits basalwärts die Capsula interna und gelangt so in den basalsten Abschnitt des Linsenkerns (lk). Auch diesen zum Teil durchsetzend in bogenförmig nach kaudalwärts zu gerichteter Orientierung (Textfig. 17 ca′), gabelt sich das Bündel in dem lateralen Drittel der Breite des Linsenkerns (lk) in zwei Unterbündel, einen lateralen und einen medialen. Der mediale zersplittert sich im Linsenkerne, der laterale, viel schwächere aber legt sich unter spitzem, nach hinten zu gekehrtem Winkel der Capsula externa (ce) an, mit ihr verschmelzend. Da ja auch der Linsenkern ursprünglich, wie weiter oben gezeigt wurde, dem Pallium angehört hat, so ist von dem ursprünglich mächtigen Teil der Pallialkommissur in der Commissura anterior, wie schon bei den Nagetieren, dieser geringe Rest für Linsenkern und Occipitallappen übrig geblieben, der sich als solcher dann auch noch bei dem Menschen erhält.

Übrigens möchte ich hier noch bemerken, dass nicht alle Faserbündel, die aus dem Linsenkern sich der Capsula externa anschliessend in den Mark des Occipitallappens gelangen, der Commissura anterior angehören, vielmehr ist ein guter Teil von ihnen (Textfig. 21 bei lk′) anderen Ursprungs.

Der Linsenkern hat eine basalwärtige Lage, ist schmäler (Textfigg. 12, 16, 17 lk) als bei den Primaten, bei weitem nicht

so hoch entfaltet — denn es sind die verschiedenen Abschnitte: Putamen und die beiden Globi pallidi noch nicht differenziert — und erstreckt sich weit bis vorne bis an die Vorderlappen (Textfig. 18). Er besteht aus einem vorderen (lk) und einem hintern Abschnitte (lk), deren Grenzen die Commissura anterior,

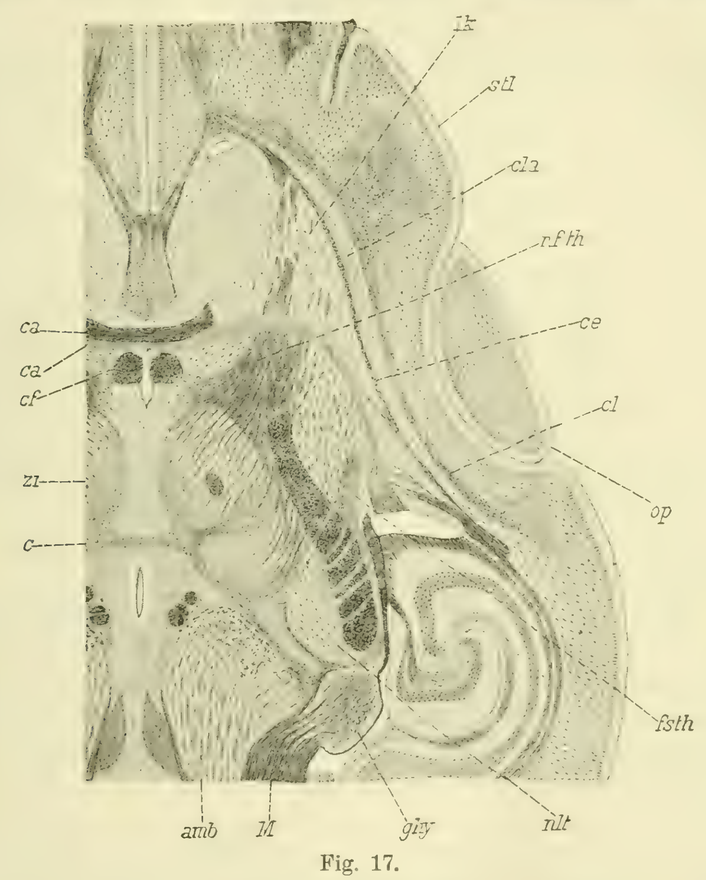


Fig. 17.

Putorius putorius. Horizontalschnitt durch das Grosshirn, Thalamus und dem vorderen Teil des metameren Hirns die Commissura anterior treffend. stl = äusserer Stirnlappen; lk = vorderer Teil des Linsenkerns; cla = Claustrum; ce = Capsula externa; cl = Caps. lateralis; rfth = radiatio fronto-thalamica; op = Operculum; fsth = Fasciculus thalamo-lenticularis (Linsenschlinge); nlt = Nucleus lateralis thalami; ghy = Ganglion hypothalamicum laterale; amb' = ungekreuzte laterale Associationsbahn der Vierhügel; tho = Thalamus opticus; cf = Columna fornicis; ca' = hinterer, ca = vorderer Teil der Commissura anterior.

beziehentlich deren hinteres Bündel bildet. Der vordere Abschnitt hat seitwärts abgeplattete Linsenform (vergl. Textfigg. 17 und 18), der hintere ist keulförmig, mit nach frontal gerichteter Spitze, ventralwärts breiter als weiter oben. Innen wird er wie überall durch die Capsula interna, aussen von der Capsula externa begrenzt. Es wird von zerstreut liegenden, von oben nach unten und hinten gerichteten Faserbündeln durchzogen, die sich an seinem hintern untern Ende, zwischen der Capsula interna und dem Opticus zu einem Bündel zusammen tun. Es besteht dann dieses Bündel (Textfig. 16 f. th. l) aus feinen markhaltigen Fasern, wodurch es sich von der ihm nach innen zu fest anliegenden Capsula interna gut unterscheidet. Dieses ganze Bündelsystem im Linsenkern hat seinen eigenen Ursprung, der nicht in dem Pallium gelegen ist. Wohl kann es sein, dass ein Teil von seinen Fasern im Linsenkern entspringt, beziehentlich dort endet, die meisten aber kommen aus dem Striatum oder dem Nucleus caudatus. Besonders deutlich sieht man dies auf Querschnitten (Textfig. 19). Es durchsetzen die einzelnen Bündelchen aus dem Striatum (str) das Bündelsystem der Capsula interna, überall einzeln zwischen die Einzelbündel derselben eindringend. Unterhalb der Capsula interna im Linsenkerne (lk) angelangt, durchziehen sie diesen zwar auch einzeln, doch sammeln sie sich dann, wie schon mitgeteilt ward, zu einem Bündel.

Einzelne Bündel des Systems schliessen sich indessen dem einheitlichen Bündel nicht an, sondern legen sich einzeln der Capsula externa (Textfig. 21 ce) an, um mit dieser dann in den Temporallappen, beziehentlich in das Ende des Gyrus pyriformis zu gelangen. Es kommt auf diese Weise eine Striatotemporalverbindung zustande. Damit will ich freilich nicht sagen, dass das ganze Bündelsystem zwischen Linsenkern und Temporallappen (Textfig. 16 y) nur solche Fasern führen würde, denn es sind ausser jenen Fasern ihn ihm auch solche vorhanden, die vom Temporallappen aus in den Thalamus ziehen, wie dies auf der Abbildung deutlich zu sehen ist, und dann kommen in ihm auch noch die Fasern der Capsula interna mit in Betracht.

Es ist dieses Bündelsystem wohl mit dem Fasciculus longitudinalis inferior beim Menschen homolog. Der erste Darsteller dieses Fasersystems Burdach (4) schildert es

als solches, das vom Ende des Occipitallappens beginnend, im äussern Teil des Unterhornbodens nach vorne zu zieht, einen Teil aus sich in den Unterlappen entsendet, indessen der übrige Teil unter dem Linsenkern zum Stammlappen gelangt. Der letzte Autor der über dieses Bündelsystem berichtete, Redlich (33) findet, dass: „Im Gegensatz zum Cingulum, dass wir bei niederen Tierklassen (der Säugetiere, Haller) viel mächtiger entwickelt gefunden haben als bei höhern, beim Menschen in direkt rudimentärem Zustande treffen, finden wir umgekehrt das Stratum sagittale laterale, respektive den Fasciculus longitudinalis lateralis inferior komplizierter entwickelt, je höher wir in der Tierreihe aufsteigen, sodass er beim Menschen die komplizierteste Gestalt gewinnt.“ Es stellt nach Redlich dieser Fasciculus, der sich hinten in das Mark des Gyrus hippocampi erstreckt, eine zum grössten Teil der optischen Bahn zugehörendes System dar, denn es steht in Zusammenhang mit dem Thalamus und dem Corpus geniculatum externum. Eine Verbindungsbahn zwischen Hinterhauptslappen und Schläfenlappen soll indessen nach Redlich dieses System nicht sein, sondern bloss eine solche zwischen Gyrus hippocampi und der basalen oralen Schläfenlappenrinde und den basalen Ganglien, indessen der dorsale Teil des Systems eine Verbindung zwischen occipitaler Rinde und Scheitellappen und den genannten Gebilden ist. Es ist nur ein geringer Teil Associations-, der weit grösste Teil Projektionssystem.

Insofern stimme ich denn Redlich auch bei, dass dieses System bei Nagetieren sich noch aus dem Stratum sagittale occipitale laterale nicht herausdifferenziert hat. Bei den Musteliden tritt es deutlich zutage (Textfig. 16 y). *Da zeigt es sich denn, dass bei den Musteliden ein Teil des Systems und zwar der innere, in den latero-kaudalen Teil des Thalamus gerät und hier hauptsächlich mit dem Ganglion hypothalamicum laterale sive Nucl. genic. internus* (ghy′) *in Verbindung steht, indessen der äussere Teil eine direkte Verbindung zwischen occipitalen und temporalen Lappen* (gps) *und somit dieser Teil sicherlich ein Associationssystem ist.*

Es liegt im hintersten Abschnitt des Linsenkerns ein kleiner, fast runder Kern (Textfigg. 20, 21 g). Er befindet sich genauestens

neben dem obern Rande des bandförmigen Opticusbündels (op) vor der Fimbria (Textfig. 16 Fi). Er kann seiner Lage nach dem untern oder beiden Kernen des grossen Linsenkerns bei Glires gleichgestellt werden. Auch dieser Kern steht ja dort in direkter Beziehung mit der Ammonswindung, wie ich es für die Maus gezeigt hatte (l. c. Taf. XXIII st''), gerade so wie bei den Musteliden. Es treten in diesem Linsenkernganglion (Textfig. 20 g) Fasern aus der Fimbria ein und sammelt sich aus dem Ganglion ein Bündelsystem, das dann nach aussen biegend (r), in die Markmasse (b) des Gyrus pyriformis gelangt, doch gesellen sich diesem Bündel auch Fasern aus der Striatotemporalverbindung an.

An dieser Stelle, also gerade am vordern Ende des ventralen Teiles des Gyrus ammonis, wo diese Verbindung sich findet und somit nicht weit hinter dem Ganglion areae olfactoriae posterius, zeigt das in die Ammonwindung übergehende Pallium einen eigenartigen Bau. An gleicher Stelle hört ja auch die Fissura rhinalis anterior, welche unterhalb der Fissura Sylvii liegt, in die Inselspalte hineinführt und mit der Fissura Sylvii den Lobus suprainsularis begrenzt auf (Textfig. 9). Es beginnt dann weiter hinten jene Fissur, die als Fissura rhinalis posterior bezeichnet zu werden pflegt (Textfig. 21 srh'). Also gerade an dieser Stelle liegt jene Differenzierung im Pallium des Gyrus pyriformis. Es zeigt sich hier in dem medianen grossen Teil der Rinde eine starke Verdichtung der Rindenzellen, wobei sich diese Verdichtung auf viele Rindenschichten erstreckt und welche, nur einheitlich auf Tinktionspräparaten deutliche Lage (Textfig. 20 g') als eine direkte Fortsetzung des Linsenkernganglions erscheint. In dieser Lage findet sich eine Faserlage längsverlaufender, markhaltiger Fasern (b'), welche dann in den Alveus der Ammonswindung (ga) kontinuierlich übergeht. Auf der medianen Seite der Rinde, innen von der geschilderten Faserlage, befindet sich eine andere, sehr feinfaserige, die bis zum Linsenkernganglion hinzieht. Diese beiden Faserlager liegen somit nach innen und weit entfernt von der Markstrahlung (b) des Gyrus pyriformis in diesem. Sie sind Fasern aus der bereits beschriebenen Striatotemporalverbindung. Es zeigt sich hier somit abermals ein sehr enger Zusammenhang zwischen dem Linsenkern und der Pallialrinde, sowohl zwischen der Ganglienzellage als zwischen der Faserung, was mit den weiter oben geschilderten Verhältnissen bei Chiropteren, Insektivoren

und Glires gut im Einklang steht und die dort besprochene Abstammung des Linsenkerns aus dem Pallium zu stützen hilft.

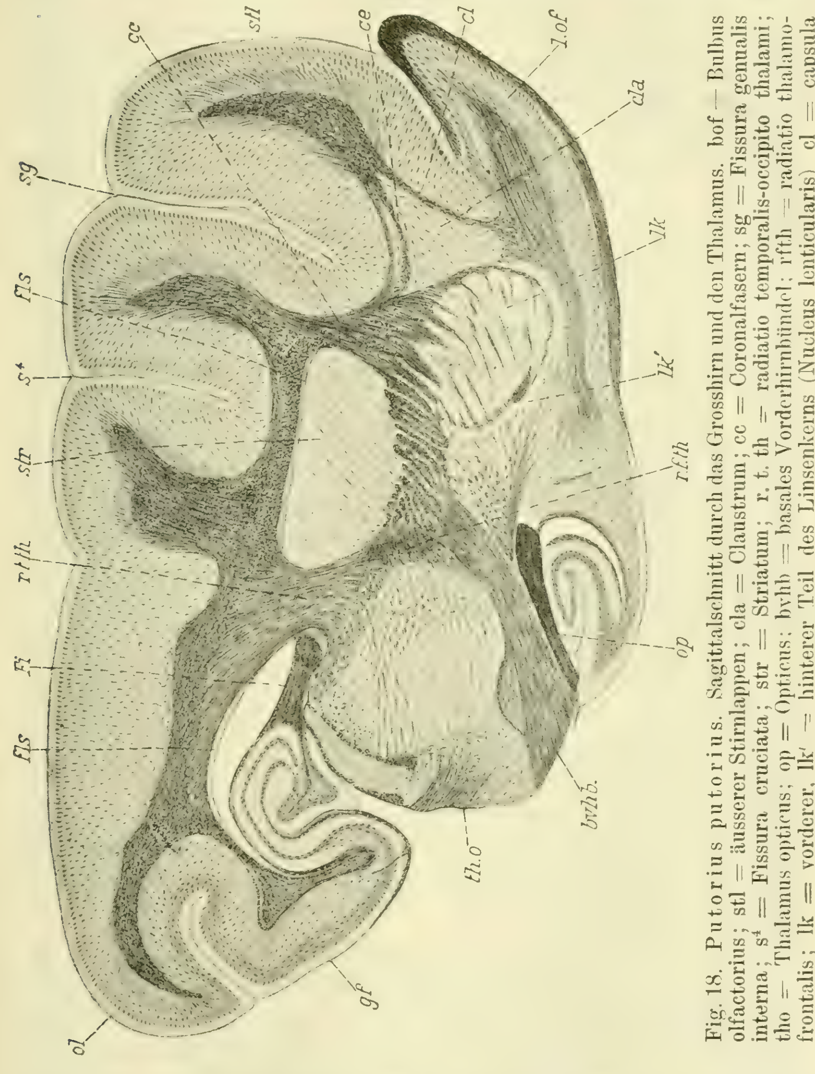


Fig. 18. P u t o r i u s p u t o r i u s. Sagittalschnitt durch das Grosshirn und den Thalamus. bof = Bulbus olfactorius; stl = äusserer Stirnlappen; cla = Claustrum; cc = Coronalfasern; sg = Fissura genualis interna; s^4 = Fissura cruciata; str = Striatum; r. t. th = radiatio temporalis-occipito thalami; tho = Thalamus opticus; op = Opticus; bvhb = basales Vorderhirnbündel; rfth = radiatio thalamo-frontalis; lk = vorderer, lk' = hinterer Teil des Linsenkerns (Nucleus lenticularis) cl = capsula lateralis; ce = Capsula externa.

Bei der Besprechung des I n s e l g e b i e t e s werde ich auf diese Stelle noch zu sprechen kommen und hier möchte ich auf das konzentrierte Bündelsystem im Linsenkern zurückkehren.

Nach seinem Verhalten im sogenannten Zwischenhirn zerfällt dieses Bündelsystem in zwei Teile. Der untere Teil

(Textfig. 19 bvhb. str) legt sich dem aus der Capsula interna nach unten ziehenden Vorderhirnbündel (bvhb) an, um dann etwas weiter nach hinten im Ganglion hypothalamicum medium (Textfig. 21 ghy) einzustrahlen. Die Frage, ob dabei noch Fasern von ihm im Vorderhirnbündel verbleiben oder sich solche ihm beimengen, lasse ich unberührt. Auch weiss ich nicht, wie weit dieses Bündel sich an der Commissura postoptica (nc') beteiligt.

Der hintere andere Teil des Bündels (Textfig. 17 f. sth) durchsetzt weiter nach hinten von der Anschlusstelle an das Vorderhirnbündel, diesen, oben einheitlich weiter unten in der Ebene der Commissura anterior in viele Einzelbündel zerfallend, die Capsula interna. So gelangt dann dieser Teil an zwei Endstellen, nämlich in den latero-kaudalen, vom Hauptkern wohl differenzierten Teil des Ganglion laterale thalami (nlt') und in ein dahinter gelegenes, sehr distinktes Ganglion, dem Ganglion hypothalamicum laterale (ghy). Dies Letztere ist im Vergleich mit dem der Nager sekundär weit nach oben verschoben worden.

Das ganze Bündelsystem aus dem Striatum und dem Thalamus, das wir soeben erledigt, entspricht offenbar der „Linsenkernschlinge“ in der Literatur. Ich habe ihn unter dem Namen Fasciculus strio-thalamicus bei der Maus aufgeführt.

Was nun die Bezeichnungen betrifft, so möchte ich nur jenen Teil des Systems „Linsenkernschlinge“ der Musteliden mit dem Namen F a s c i c u l u s t h a l a m o - l e n t i c u l a r i s bezeichnen, der in dem Nucleus thalami lateralis endet (Textfig. 17 fsth), denn nur dieser Teil ist identisch mit jenem gleichbenannten der Maus; dabei aber gleich bemerken, dass an der Bildung des Bündels der Linsenkern ebenso beteiligt ist, als das Striatum, was ja wie ich dies zeigte (l. c. Fig. 11 f. sth) bei der Maus sehr deutlich zu erkennen ist.

Jener Teil des Systems „Linsenkernschlinge“ aber, der in die Ganglia hypothalamica gerät, enthält bei Musteliden auch den Funiculus striati mihi bei der Maus (Stria terminalis, Autorum), der Striatum und Linsenkern verbindet. Mit Ausnahme dieses letzten Bündels ist das noch übrig gebliebene aus dem System „Linsenkernschlinge“ bei den Chiropteren, Insektivoren und Glires mit im basalen Vorderhirnbündel enthalten, denn es legen sich die Striatafasern völlig den Fasern aus der Corona radiata an. Die Trennung bei Musteliden (und anderen höheren

Formen) mag wohl aus der hohen Differenzierung des Mantels seine Erklärung finden. Und diese beeinflusste auch den Thalamus opticus, denn gesondert sind nun die einzelnen Teile des bei niedern Placentaliern in zwei Bündelsystemen, dem Fasciculus thalamo-prosencephalicus und thalamo-lenticularis enthaltenen Teile. Sie zerfallen nach der nun gut getrennten Pallialgegenden in die bei höheren Formen gut bekannten Radiationen, als die sind: die Radiatio fronto-thalamica und R. temporo-occipitalis thalami.

Die Radiatio fronto-thalamica war bei den niedern Formen auch schon selbständig, allein der Funiculus thalamo-lenticularis enthält ausser dem Linsenstriatumteil auch noch die Radiatio fronto- und temporo-thalamicus. Dieser Zustand war, wie ich weiter oben bei Chiropteren anführte, ein von Stegocephalen-Ahnen ererbter.

Zuerst vor der Commissura anterior mit den Fasern der Corona radiata aus den Stirnlappen gleiche Richtung einhaltend und darum von ihnen nicht zu unterscheiden (Textfig. 12, 17), wenden sich dann die Bündel der Radiatio fronto-thalamica ventral vor dem Thalamus angelangt (Textfigg. 17, 18, 22 r. f. th), nach oben und innen und den Thalamus von unten schalenförmig umgreifend, strahlt die Faserung ventral in die Zona intermedia (Textfig. 17 zi), aber auch zum Teil in den innern grossen Abschnitt des Nucleus lateralis-thalami aus.

Eine entschieden mächtigere Faserung ist die Radiatio temporo-occipitalis thalami. Ihr Sammlungsgebiet dürfte die schwarze Bogenlinie auf der occipito-temporalen Fläche des Palliums auf Textfig. 9 B annähernd richtig angeben. Es erstreckt sich an der Fissura Sylvii nur wenig auf den Gyrus praesylvius (Textfig. 14 r. t. th), nimmt aber die hintere Hälfte des Bogengyrus unter den Arcus suprasylvius ein, erstreckt sich auf den lateralen Occipitallappen, doch greift sie nicht über den Sulcus lateralis hinüber. Das Sehgebiet der Grosshirnrinde ist somit bei den Musteliden weit grösser, wie dies für den Menschen durch das Experiment festgestellt wurde, was wohl so zu erklären wäre, dass der Temporallappen bei den Primaten eine mächtige Entfaltung erlangt aus noch kleinen Anfängen, wie sie Musteliden auch besitzen und, dass dadurch die Sehsphäre weit nach oben auf den Occipitallappen verschoben ward, indem dann

andere physiologische, sich höher entfalteten Gebiete ihren frühern lateralen Platz einnehmen. Es kommt ja in den ventralen Gyrus postsylvius hauptsächlich die Gehörrinde zur Geltung und da wäre es denn möglich, dass die allmähliche Entfaltung eines feinen Gehöres bei dem Menschen hier mit andern Differenzierungen grössere Entfaltung des Hirnmantels bewirkte.

Auf Längsschnitten sieht man deutlich (Fig. 25, Textfig. 18 r. t. th) die Strahlung als mächtige Längsfasermasse in der Corona nach vorne zu ziehen und dann von oben und lateralwärts in

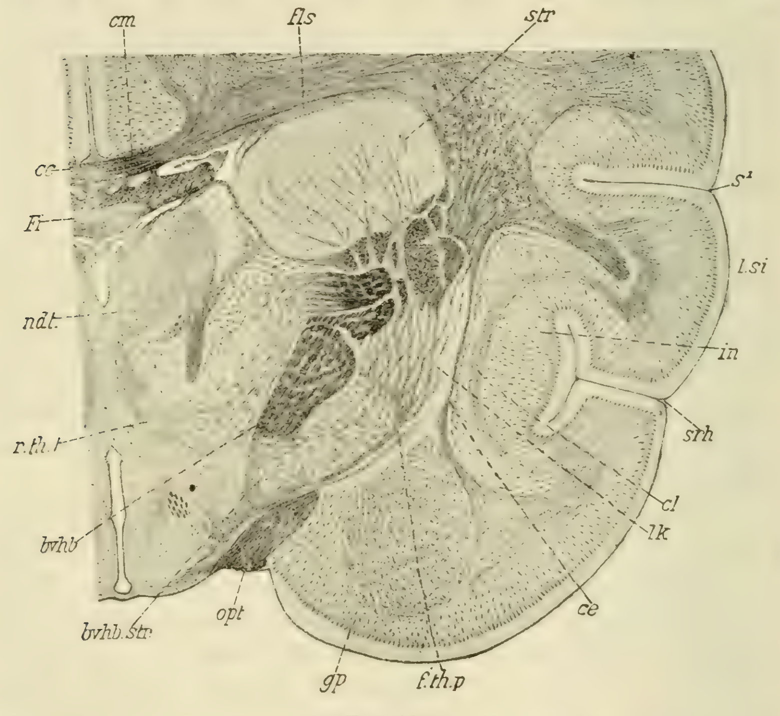


Fig. 19.

Mustela foina. Untere rechte Hälfte eines Querschnittes durch das Grosshirn, durch die Stelle, wo die Einstrahlung des Funiculus thalamo-prosencephalicus in den Thalamus erfolgt. cm = Cingulum; cc = Corpus callosum; Fi = Fimbria; ndt = Nucleus dorsalis thalami; fth. p = Funiculus thalamo prosencephalicus; bvhb = basales Vorderhirnbündel; bvhb. str = der striatale Teil desselben; opt = Opticus; gp = Gyrus pyriformis; lk = Linsenkern; ce = Capsula externa; cl = Caps. lateralis; in = Insula; srh = Sulcus rhinalis; lsi = Gyrus suprainsularis; s[1] = Fissura genualis extrem; str = Striatum; fls = Funiculus longit. epistr. (Stratum subcallosum Autorum).

den Thalamus einbiegen. Es greifen dann die Fasern ventralwärts im grossen Lateralkerne bis an dessen untern Rand, wodurch es zu einer Durchkreuzung von Fasern der Radiatio temporo-occipitalis und der R. thalamo-frontalis gelangt (Textfig. 18). Wenn nun auch Fasern von der temporo-occipitalen Strahlung in die Zona intermedia gelangen, so ist es doch hauptsächlich der grosse laterale Thalamuskern, wohin sie ausstrahlt.

Auf Querschnitten in der Epiphysengegend (Textfig. 14), also durch den hintern Teil des grossen lateralen Thalamuskerns (nlt), lässt sich die Faserung von diesem Kerne aus bis in die Pallialrinde verfolgen und es sieht dann auch so aus, als wenn solche Fasern in die Habenularganglien gelangen würden, deren Commissur (cp′) jedoch nicht erreichen. Ob diese Fasern aber nicht etwa aus dem Habenularganglion nur bis in den Lateralkern ziehen, und Strahlungsfasern sich bloss anlegen, dies wird nur die histologische Erforschung entscheiden.

Ein starkes Bündel aus der Radiatio temporo-occipitalis verhält sich im vordern Thalamusteil insofern anders, als es genau an der Grenze zwischen Thalamus und dem Hypothalamus, also dem Vereinsgebiet, von aussen nach innen und oben im schönen Bogen (Textfig. 19 r. th. t) zum Dorsalkern des Thalamus (ndt) hinaufgreift und sich in demselben aufsplittert.

Es war nicht meine Absicht hier das Verhalten innerhalb des Thalamus weiter zu behandeln als es geschehen ist und will darum hier auch mit der Erörterung des Vorderhirnbündels beginnen.

Es giebt bei niedern Placentaliern, auch noch bei den Glires, ein einheitliches basales Vorderhirnbündel, das Fasern aus dem gesamten Pallium, sowie aus dem Striatum oder Nucleus caudatus in das Vereinsgebiet des subthalamalen Zwischenhirns befördert. Wie wir nun gesehen, hat sich der Teil aus dem Striatum bei den Musteliden vom Hauptbündelsystem, das die Capsula interna bildet, abgesondert und endigt allein für sich im Ganglion hypothalamicum medium.

Das auf diese Weise für sich gebliebene Vorderhirnbündel führt somit Fasern nur aus dem Pallium und zwar aus dem gesamten Pallium.

Es ziehen dann jene Fasern, die zu dem Vorderhirnbündel gehören, aus der Masse der Fasern in der Corona radiata, je

nach der Stelle ihres Beginns oder Endens, in der Rinde senkrecht oder in schiefer Richtung nach ventralwärts zu, um sich so in der Capsula interna zu sammeln (Figg. 23—25). Es erstreckt sich dann die Capsula externa vom Kopf des Streifenkörpers, diesem lateralwärts anlagernd, bis auf die laterale Seite des Thalamus (Textfigg. 16, 17). Jener hintere, am Thalamus gelegene Teil ist einheitlich, zerfällt nicht wie der vordere Teil der Capsula interna in Bündeln. An laterosagittalen Schnitten sieht man dann diesen Teil als ausschliessliches Vorderhirnbündel (Textfigg. 18, 22 bvhb) ganz ventrolateralwärts gelangen und so

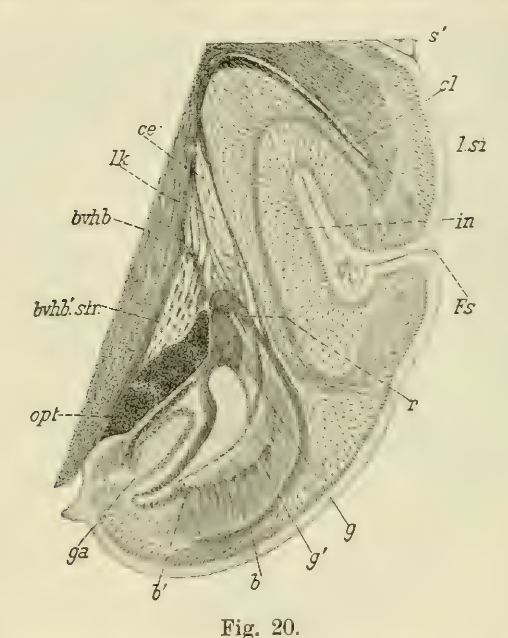


Fig. 20.

Mustela foina. Stück aus einem Querschnitte hinter dem auf der vorigen Figur. Fs = Fissura Sylvii; l. si = Lobus suprainsularis; cl = Capsula lateralis; ce = Capsula externa; in = Insula; r = Bündel in den Gyrus pyriformis; g = oberes, g' = unteres Linsenganglion (Kern); ga = Gyrus ammonis; opt = Opticus; bvhb = basales Vorderhirnbündel; bvhb. str = dessen striataler Abschnitt; lk = Linsenkern.

den Hypothalamus, unser Vereinsgebiet erreichen. Es liegt hier oberhalb und innen vom Bündel, diesem ein langer, über den Ganglia mamillaria knopfförmig verdickter (Textfig. 21 ghy), dann aber bandförmig von lateral nach innen zu zusammenge-

drückter (Textfig. 14 ghy) Kern an, der in dieser Form bis weit hinten, bis an die Brücke reicht (Textfig. 22 ghy). Verglichen mit den Zuständen wie ich sie für die Maus geschildert und abgebildet habe (l. c. Fig. 9) hätten wir es in diesem Kerne mit dem Ganglion hypothalamicum medium zu tun. Hinter ihm in der gleichen Sagittalebene liegt bei der Maus das Ganglion hypothalamicum laterale (l. c. Figg. 9, 14) und beide, Gangl. hypothalamicum med. und laterale, werden dort von einem schräg nach

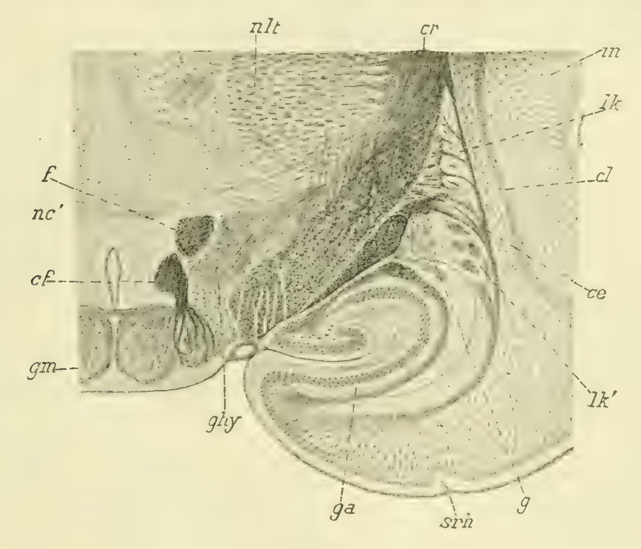


Fig. 21.

Mustela foina. Dieser Querschnitt folgt auf den in der vorigen Figur. nlt = Nucleus lateralis thalami; in = Insula; lk = Linsenkern; ce = Capsula externa; ga = Gyrus ammonis; ghy = Gangl. hypothal. med.; gm = Ganglion mammillare; cf = Columna fornicis; f = Fasciculus thalamo-mammillaris superior; nc = Commissura postoptica.

dorsalwärts und etwas hinten gerichtetem Bündel getrennt, welches (bvhb' dort) dem basalen Vorderhirnbündel angehört. Dieses Bündel ist auch bei Musteliden vorhanden (Textfig. 22 bvhb'), es zieht lateralwärts an dem einheitlichen Kern aufwärts. Nach dieser topographischen Orientierung sind wir dann berechtigt zu der Annahme, dass der fragliche einheitliche Kern der Summe vom Ganglion hypothalamicum mediale und laterale entspricht, was wir vor Augen behalten wollen, wenn wir für ihn den Namen roter Kern für Musteliden und überall nur dort, wo er sich so

findet beibehalten. Es hängt darum der rote Kern kontinuierlich mit einem Kern hinter dem äussern untern Teil des Nucleus lateralis thalami zusammen (Textfigg. 16, 17 ghy'), der nach dem Verhalten zu andern Faserbündeln, so u. a. zu unserem gemischten Längsfasersystem des metameren Hirns (M), als ein Teil des Ganglion hypothalamicum laterale der Maus gedeutet werden muss.

Der Kopf des roten Kerns (Textfig. 21 ghy) befindet sich genau oberhalb des Ganglion mammillare (gm) und etwas lateralwärts von ihm. Das Ganglion mammillare ist einheitlich (Textfig. 11 gm). Ausser diesem Ganglion mammillare nun, der dem Ganglion mammillare medium der Maus entspricht, findet sich bei Musteliden kein anderer Kern vor, der mit dem Ganglion mammillare laterale der Maus gleichgestellt werden könnte, als der Kopf des roten Kerns. Dass der Kopf des roten Kerns tatsächlich einem stark nach oben gerückten Ganglion mammillare laterale entspricht, ist auch aus der topographischen Lage zu andern Teilen zu schliessen; so liegt der Fasciculus thalamomammillaris superior oder der Viq d'Azyrsche Strang genau über ihn (Textfig. 21 f) und gelangen auch Fasern aus dem gemischten Längsfasersystem des metameren Hirns in ihn. So erweist sich denn der rote Kern als eine Vereinigung von den beiden Ganglia hypothalamica und des Ganglion mammillare laterale der Maus.

Zwischen der Brücke und dem Boden des Vereinsgebietes am Zwischenhirne, zwischen den Grosshirnschenkeln findet sich eine Spalte bei Chiropteren, Insektivoren und Glires, welche die äussere Grenze zwischen prächordalem und metameren Hirne bezeichnet und in welcher muldenförmigen Vertiefung teilweise die Hypophysis lagert. Es ist diese Fossa interpeduncularis sehr eingeengt bei den Carnivoren überhaupt und hier drängt sich das Ganglion interpedunculare stark in den Boden des Vereinsgebietes vor.

Schon aus diesem Umstand geht es hervor, dass am Boden des Gehirns zwischen Brücke und dem hypothalamalen Gebiete ein starkes Zusammenschieben stattfand im Vergleich zu den Zuständen bei der Maus. Dieses feste Aneinanderlagern mag den auch veranlasst haben die Lageveränderung des Ganglion mammillare laterale und die ganze Einheitlichkeit oder das Zustandekommen des roten Kernes.

Aus dem Vorderhirnbündel begibt sich ein Bündel in den Kopf des roten Kernes, das zum Teil wenigstens zum Fasciculus thalamo-lenticularis angehört, dem aber wohl auch Fasern aus dem Vorderhirnbündel zugesellen; eine gleiche Abstammung hat dann auch die Kommissur über dem Ganglion mammillare (Textfig. 21 nc') welche der Commissura postoptica der niedern Placentalier (Glires mit einbegriffen) entspricht.

Des nach oben ziehenden Bündelchens aus dem Vorderhirnbündel (Textfig. 22 bvhb') wurde schon gedacht und auf Näheres darüber verweise ich auf meine Ausführungen bei der Maus (l. c.)

Das weitere Verhalten des Vorderhirnbündels ist aber bei den Musteliden schon schwer festzustellen und ich wundere mich nicht darüber, dass diejenigen, welche sich nur mit den höhern Placentaliern abfanden, an einer direkten Fortsetzung der Grosshirnbahnen in das metamere Hirn festhalten. Allein diese Zustände sind bei der Maus, Chiropteren und Insektivoren zu untersuchen, wo ich denn auch in dieser Arbeit zeigte, dass die Bahnen aus dem Grosshirn nur vermittelst des Vereinsgebietes mit dem metameren Hirne und dem Rückenmark zusammenhängen. Ein Totschweigen dieser Zustände bei niedern Formen (auch Ichthyden, Amphibien und Reptelien mit inbegriffen) fördert die Sache nicht!

Erkennen konnte ich, dass Fasern aus dem Vorderhirnbündel bei Musteliden im roten Kern aufsplittern, welcher ja weit nach hinten in das metamere Hirn eingeschoben ist (Textfig. 22), ja bis zum Oculimotoriusursprung reicht (Textfig. 21). Es ist das eine ungemein feine Aufsplitterung und der Kern ist von einem dichten Nervenfasernetzwerk, das immerhin verhältnismässig zu feinen Netzen noch grob ist, förmlich durchwebt. Da dieses Netz sich viel gröber auf Markscheidefärbungen erweist als auf Golgischen Präparaten, so ist wohl die Annahme gestattet, dass das grobe markhaltige Netz in ein feineres markloses übergeht. Aber erst nach Betrachtung beiderlei Präparate gewinnt man den richtigen Eindruck von der Reichhaltigkeit dieses Netzes. Es ist also sicher, dass sich hier eine grosse Zahl von Längsfasern auflöst.

Allein den Eindruck gewinnt man doch nicht darum, als wenn das Vorderhirnbündel hier anders würde. Wenn man Querschnitte betrachtet, so sieht man die innere Lage des

Vorderhirnbündels (Textfig. 14 bvhb″) immer undeutlicher nach dem Kerne zu (ghy) werden. Dies ist aber auch alles, die Hauptfaserung (bvhb) erhält sich bis zur Brücke (Textfig. 22 bvhb).

Ich kann mir dieses Verhalten in Anbetracht der Zustände bei niederern Formen nur auf eine Weise erklären. Erstens hat sich dem Vorderhirnbündel bei der grossen Gedrängtheit in der betreffenden Gegend ein Bündelsystem aus dem Thalamus angeschlossen, wie dies schon aus Textfig. 21 ersichtlich ist, und welches Bündelsystem bei der Maus von ihm völlig getrennt ist, es ist das der Fasciculus thalamo-prosencephalicus

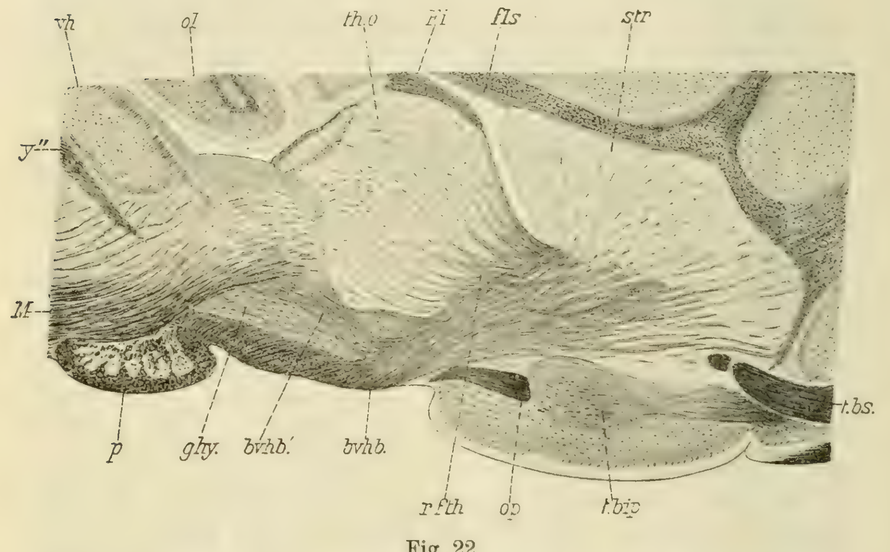


Fig. 22.

Putorius putorius. Lateraler Sagittalschnitt durch das basale Grosshirn dem Thalamus und den Vierhügeln. tbs = Tractus cruciatus olfactorii; t. bip = Tractus lobi olfactorii; op = Opticus; bvhb = basales Vorderhirnbündel; bvhb′ = dessen Dorsalbüudel; ghy = Ganglion hypothalamicum med.; gm = Ganglion mammillare; M = Gemischtes Längsfasersystem des metameren Hirns (Haubenbahn); y″ = Gekreuzter Bindearm; vh = hinterer Vierhügel; ol = Schläferlappen; tho = Thalamus opticus; Fi = Fimbria; fls = Fasciculus longitud. epistriaticus; str = Striatum.

(l. c. Fig. 7 f″) und diese Fasern sind dann, die sich weiter in das metamere Hirn fortsetzen. Dann aber ist es die Pyramidenbahn, die bei der Maus, Chiropteren und Insektivoren nur bis in das Vereinsgebiet reicht, die sich dem Vorderhirnbündel beimischt.

Ein grosses Gebiet umfasst das Inselgebiet bei den Musteliden. Unter diesem Gebiet verstehe ich die Differenzierung innerhalb des Palliums, eines Bezirkes, das ventralwärts entlang der Fissura rhinalis lateralis anterior, vom äussern ventralen Teil der Frontal- oder Stirnlappen bis auf den Temporallappen hinzieht, äusserlich aber so ziemlich von der Fissura genualis externa begrenzt wird, ventralwärts aber etwa bis unterhalb der Fossa rhinalis anterior reicht (Textfig. 9 C). Das Gebiet wird äusserlich durch eine Einstülpung des Palliums gekennzeichnet, durch eine spaltförmige Einstülpung, welche innere Spalte durch die ganze Fissura rhinalis anterior nach aussen mündet und die Ränder dieser Spalte unten von dem Lobus pyriformis, oben durch einen Längsgyrus, der dem Inselgebiete angehört, dem Lobus suprainsularis (lsi) begrenzt wird.

Nur dort, wo die Fissura rhinalis anterior in die Fossa Sylvii mündet, an der Vallecula Sylvii, dient die Fossa zur Ausmündung der Spalte. Hier greift dann das Inselgebiet auch weiter nach oben wie sonst, doch ist es dort sehr eingeengt und wird nur noch durch einen geringen Zellstreifen über den die Capsula lateralis (Textfig. 14 cl; Fig. 24) liegt, markiert. Es greift hier ein wenig auf den Gyrus antesylvius mit seinem obern Ende über.

Das histologische Kennzeichen des Inselgebietes ist die Trennung seines Marklagers, seiner Corona radiata in eine obere und untere Lage. Dadurch besitzt die Rinde des Inselgebiets eine äussere breite Zellage (Textfig. 12, 16, 17, 19, 20, 21), eine darunter sich befindende, aus einem markhaltigen Netze gebildete Faserlage, die Capsula lateralis (cl), eine darauffolgende dünne Zellenlage, das Claustrum (cla) und eine innere sehr schmale Marklage, die Capsula externa. Von diesen Teilen zeigen sich nur die Capsula externa und das Claustrum bei Chiropteren, Insektivoren und Glires, indessen die Capsula lateralis dort, noch mit der Rindenmarklamelle zusammenfällt, doch schon als drittes Netzgebiet in der Rinde auftritt (s. Chiropteren). Das Inselgebiet ist somit vorgebildet, doch gelangt es erst bei den Musteliden zur vollen Differenzierung.

Es besitzt dann die Capsula lateralis entsprechend der Form des Inselgebietes eine nach aussen zu konvexe Form, welche oben und unten in die Markmasse der sie begrenzenden Gyri kontinuierlich übergeht. Oben, in jene des Gyrus supra-

insularis (l. si), und da dieser Gyrus ja in den äusseren Frontallappen übergeht (Textfig. 16, 17), in jene dieses Lappens. Ergänzt wird dann dieses Biid durch Sagittalschnitte, die zeigen, dass die Capsula lateralis (Textfig. 18 cl) in die Cortikalrinde zwischen Lobus olfactorius (l. of) und äusserem Stirnlappen (stl) sich fortsetzt, indessen die Capsula externa mit der Markmasse zwischen diesem Lappen und dem Kniegyrus verschmilzt. Dazwischen liegt das Claustrum (cla). Dieses ist hier am mächtigsten, wird aber dann lateralwärts ganz schmal (Textfig. 16 cla), wobei es dann von seiner dicksten Stelle an nach innen bis hinter den inneren Stirnlappen einen schmalen Fortsatz entsendet (Textfig. 17). Es steht somit hier das Inselgebiet auch mit dem Lobus olfactorius in irgend einer Beziehung.

Unten geht die Capsula lateralis bis zur Vallecula Sylvii in die Markmasse des Lobus pyriformis kontinuierlich über (Textfig. 12, 19) und zeigt sich im vorderen Teil dieses Abschnittes die Markmasse des Lobus pyriformis in innigster Beziehung mit dem Ganglion areae olfactoriae (gao), wobei der Fasciculus olfacto-corticalis inferior einen geschlossenen Überzug über der lateralen Seite des Gyrus bis tief hinein in die Spalte des Inselgebietes zeigt (Textfig. 12 f. oc. i), wie er auch dann die laterale Fläche desselben in bescheidenem Maße überdeckt.

Hinter der Vallecula Sylvii ändert sich auf dem Temporallappen die Sache insofern, als sich da die Marklage im Gyrus pyriformis teilt und während dann die innere Lamelle nach innen zur Ammonswindung hinzieht (Textfig. 20, 21), die äussere, in welcher sich die Capsula lateralis auflöst, wie zuvor nach oben in der Gyruswand liegt. Dadurch erweist sich erst hier eine Trennung zwischen Capsula lateralis und dem eigentlichen Riechgebiet.

Die Capsula externa erweist sich als eine dünne Marklamelle, welche vorne, an der Umbiegungsstelle der Corona radiata frontalis in die Capsula interna, zwar sich dieser fest anschliesst, weiter vorne in den Stirnlappen aber ventralwärts und entlang des ganzen Inselgebietes von der Capsula interna durch den Linsenkern getrennt ist.

Sie besteht aus vertikalen und auch aus wenigen horizontalen Fasern, doch überwiegen erstere. Dorsalst hängt sie mit der Corona radiata zusammen (Textfig. 12, 19, 20, 21 ce), aus welcher ihre Fasern herstammen und die sich dann im Mark des Gyrus

pyriformis auflösen. Es erweist sich somit die Capsulu externa als eine direkte Verbindung zwischen dorsalem Pallium und Gyrus pyriformis und dürfte darum nicht als ein direkter Zubehör zum Inselgebiet betrachtet werden, wie denn hierauf auch die Verhältnisse bei den oben besprochenen niedern Placentaliern und den Glires hinweisen. Nur die Capsula lateralis und das Claustrum, sowie selbstverständlich die Rinde aussen von der Capsula lateralis, gehören dem Inselgebiete an. Hier hat denn auch der Vergleich mit den niedern Formen ohne Insel einzusetzen.

Wir haben bei den Chiropteren bezugnehmend auf die niedern Glires speziell der Maus schon festgestellt, dass jenes unten breite, dorsalwärts schmäler werdende Kerngebiet neben der Capsula externa, das sich dort, zum Teil wenigstens, als Faserung aus der Commissura anterior ergab, Rindengebiet sei. Der eigentlichen Rinde gegenüber wird dieses Gebiet durch die Marklamelle, in der ja viele Fasern aus der Commissura anterior in den occipitalen Mantelteil gelangen, abgegrenzt. Dann wurde für die zwei Fledermäuse gezeigt, dass bei ihnen in der lateralen Rinde ein ovales Gebiet sich vorfindet, in dem ein markhaltiges Geflecht besonders ansehnlich ist, und eine gewisse gute Abgrenzung nach oben, vorne und hinten aufweist. Hier entwickelt sich dann bestimmter formuliert das bereits vorgebildete Inselgebiet, noch ähnlich wie bei Chiropteren und Insektivoren bei der Maus, indessen bei andern Glires — eingeleitet mit der Maus und weiter entfaltet bei Sciurus — wie bei Lepus, sich höher gestaltet. Hier zeigt sich dies Inselgebiet schon so vorgebildet, dass es direkt an höhere Formen anschliessen hann. Ich verweise diesbezüglich auf drei Querschnittsbilder durch das Kaninchenhirn von C. u. O. Vogt (30, Bd. I, Taf. 56, Fig. 1—3), aus denen ersichtlich ist, dass hier entlang der Fissura rhinalis anterior — aber auch noch auf das Gebiet der F. rh. posterior übergreifend, wie denn auch bei Musteliden — das Inselgebiet sich bestimmter formuliert mit einer Capsula lateralis und externa und dazwischen liegendem Claustrum (von den Autoren nicht beachtet), obgleich es ja hier, ausser einer Andeutung der Fissura lateralis, zu keinen Spaltenbildungen gelangt.

Verglichen dieses Verhalten mit dem der Musteliden, liesse sich folgendes feststellen:

1. Bezüglich des Linsenkerns findet sich ein Homologen bei niedern Placentaliern nur für den hintern Linsenkernteil der Musteliden, eben für jenen Teil, der hinter der Commissura anterior gelegen ist.

2. Das Claustrum der Musteliden findet sich schon bei jenen niedrigen Placentaliern in dem postkommissuralen Teil, jedoch unvergleichlich mächtiger, was wieder mit der geringeren Mächtigkeit des Stirnhirns bei ihnen in Zusammenhang zu bringen wäre.

3. Während die Capsula externa vorne als auch hinter der Commissura posterior bei den niedern Formen noch im Bereiche dieser Kommissur steht (physiologisch), erhält sich bei den Musteliden im vorkommissuralen Teil nur die vertikale Faserung, indessen im postkommissuralen noch ein Bündel der Commissura anterior für das Occipitalgebiet sich erhält (vergl. Textfig. 17).

4. Eine Abgrenzung der Marklamelle in der temporo-occipitalen Gegend in eine äussere und innere, speziell für den inneren Teil des Lobus pyriformis bestimmten Lamelle, ist bei Musteliden vollzogen und die äussere Lamelle tritt mit einer Markfaserung, der Capsula lateralis in direkte Beziehung.

5. Diese Markfaserung, die Capsula lateralis nämlich, zeigt sich bereits in der temporalen Gegend des Palliums, und grenzt sich bei Musteliden ab,[1]) wodurch auch das Claustrum beeinflusst wird.

So sehen wir denn ein grosses Gebiet, das Inselgebiet, mit der Furchung des Hirnmantels allmählich entstehen und selbst in der Differenzierung schon vorgeschrittenem Pallium noch eine grosse Ausdehnung einnehmen. Hier setzt nun der Vergleich nach aufwärts in der Reihe der Placentaliern ein.

Vor allem zwingt uns das ganze Verhalten des Insulargebietes zu der Annahme, dass wir es hier mit einem grossen Associationsgebiet zu tun haben. Denn erstens besitzt dieses Gebiet eine besonders entfaltete Zwischenmarklage, die Capsula lateralis, bestehend aus einem dichten Flechtwerk markhaltiger Fasern, welches nirgends nach innen zu mit der Corona radiata in Verbindung tritt und somit auch keine Fasern in den Thalamus oder dem Vereinsgebiet

---

[1]) So ist es auch bei der Katze, worüber ich auf die Tafeln 8, 12 und 16 des ersten Teils der Vogtschen Tafeln verweise (l. c. I. Bd.).

entsendet, dann aber, weil ein Zusammenhang des Randes dieses Plexus mit allen Gebieten, dem Stirnhirn, dem Geruchshirn, dem dorsalen, temporalen und occipitalen Pallium besteht und somit bloss das das Inselgebiet deckende Operculum keine direkte Beziehung mit ihm besitzt. Die Reilsche Insel umfasst nicht das gesamte Inselgebiet, denn als Insel wird bloss nur die innere Seite dieses Gebietes bezeichnet, nicht aber auch seine obere und untere Seite.

Die Ausdehnung des Inselgebietes nach vorne dem Stirnhirne zu ist bei den Carnivoren allgemein und der Lobus suprainsularis ist bei allen vorhanden, obgleich er bisher unbeachtet blieb.

Bei den andern Abteilungen der Gyrencephalen scheint aber dieser Lobus reduziert, was wohl daher kommt, dass das ganze Inselgebiet auf das, was als Reilsche Insel bezeichnet wird, nämlich auf die innere Seite des Inselgebietes, sich beschränkt. Darum wird aber der Zusammenhang dieses Gebietes weder aufgehoben noch eingeschränkt, denn was die „Insel" an Länge, durch die grosse Entfaltung des Stirnhirns und des Temporallappens, mit denen sie ja unvermittelt zusammenhängt,[1]) einbüsst, wird an ihr durch eine Flächenvergrösserung ersetzt. Es ist ja eine bekannte Tatsache, dass die „Insel" sich in Windungen legt, wodurch bei dem Menschen ein frontales Gyrus brevis und ein Gyrus longus zustande kommt. Entsprechend den Gyri legt sich auch die Capsula lateralis in Falten, zwischen welchen und der Capsula externa oben das Claustrum sich befindet.[2])

Über die äussere Form der Reilschen Inseln handeln die Arbeiten von Clark (5), Waldeyer (31) und Marchand (21). Letzterer kam zu dem Ergebnis, dass von den beiden Abschnitten der Insula Reilii der hintere der wichtigere sei und in der Säugetierreihe am konstantesten sich verhält.

Gewiss ist es, dass das vordere Inselgebiet und mit ihm der Gyrus suprainsularis sich nur bei den Carnivoren erhält und schon bei den Perissodactylen das Inselgebiet sich auf die Insula

[1]) Wie Waldeyer (31, pag. 274) es richtig schildert für Hylobates und Mensch, biegt „die pars frontalis der Insel in die dritte Stirnwindung um, die pars temporalis in die obere (erste) Schläfenwindung."

[2]) C. und O. Vogt, l. c. Bd. I, Taf. 2b.

Reilii reduziert,[1]) und dass dann diese unter die Fissura Sylvii hinaufgelangt, indem „sein breiteres Ende (Polende) zum Eingang der Fossa Sylvii hin gewendet ist, während das spitzere sich zum Ende der Fossa Sylvii hin erstreckt“ (Waldeyer).

Allgemeine Betrachtungen.

Es kann nicht die Aufgabe vorliegender Arbeit sein, die gesamte phyletische Hirnentfaltung der Säugetiere zu einer Betrachtung zu machen. Dies wird vielmehr die Aufgabe zukünftiger Arbeit sein, wozu der Stoff in erfreulicher Weise sich zu vermehren beginnt. Ausserdem bietet aber auch die Entfaltung des metameren Hirns, mit Ausnahme des Kleinhirns, wegen ihrer Gleichmässigkeit nirgends Aussicht zur Feststellung von neuen wichtigen Tatsachen. Aber auch die Betrachtung der Grosshirnentfaltung stösst zurzeit noch auf grosse Hindernisse. Es gehört dazu die volle histologische und physiologische Bearbeitung des Grosshirnpalliums, was aber noch aussteht. In Anbetracht dieser Umstände kann hier nur auf einige Fragen eingegangen werden. Diese wären, der Ursprung des Balkens, das Gesetz nach welchem es entsteht, und die Faserung des Grosshirnmantels im allgemeinen.

Unsere Betrachtung setzt dort ein, wo die bei Ichthyden noch einheitliche Basalkommissur zuerst unter dem Einfluss der Sonderung des Riechhirns vom übrigen Grosshirne in einen obern Abschnitt: der Commissura superior und in einen untern, der Commissura anterior sich geteilt hat. Dies erfolgte mit dem Beginn des Landlebens, also mit der Quadrupedie. Lebende Amphibien und Reptilien weisen diese Sonderung auf und es ist darum die Annahme berechtigt, dass der gemeinsame Vorfahr, der Stegocephale, sie schon besessen und von diesem auch auf die niedersten recenten Säugetiere, den Monotremen vererbt wurde. Denn diese sind noch auf jener primären Stufe jener Sonderung, wo die Basalkommissur in eine Riechkommissur, die ammonalen Kommissur, und die Vorderkommissur sich teilte. Letztere verbindet die Bulbi olfactorii untereinander und die beiden Pallialhälften, erstere gehört dem mächtigen Riechpallium an.

[1]) Die Ansicht Turners (27, pag. 554), dass die Primateninsel die in die Tiefe versenkte Sylvische Windung der Carnivoren sei, ist somit unrichtig.

Wenn wir von der Ansicht Owens (22) absehen, der in seinen Betrachtungen über das Balkensystem Monotremen und Marsupialier unter der üblichen Bezeichnung Aplacentarier zusammen behandelt, wobei er die Commissura superior als blos ammonale betrachtet, später aber doch von einem Balkenrudiment spricht, so waren es Flower (10), Eliot Smith (23, 24, 25) und Symington (26) welche den Ursprung des Balkens zuerst aufgriffen.

Eliot Smith sieht in der obern Kommissur der Monotremen — die Marsupialier will ich hier aus Gründen, die ich weiter oben angegeben habe, bei Seite lassen — eine reine ammonale Commissur und lässt in der Commissura anterior die Pallialfasern verlaufen. An diese Annahme und den weitern Gedankengang Smiths möchte ich hier anknüpfen.

Aus obigem Zustand nun leitet Eliot Smith den Balken auf jene Weise ab, dass Pallialfasern durch sein Kommissurenbett, worunter nur die Area praecommissuralis verstanden werden kann, im Laufe der Phylogenie sich allmählich nach oben begaben, sich dann der ammonalen Kommissur anschlossen — diesen mit ihrer weitern Vermehrung weiter nach hinten verdrängten und, mit ihr auch den Gyrus ammonis — und insofern die Vermehrung dieser pallialen Elemente einen gewissen Grad errungen, sie die dorsale Lamelle des Balkensystems bilden. Dieser Ansicht hatte ich mich angeschlossen (17) und hier wünsche ich diese Auffassung weiter auszuführen, damit die Schilderung des phyletischen Werdeganges vom Grosshirn beginnend. Nach den Feststellungen anderer, welche Beobachtungen ich zu bestätigen Gelegenheit hatte, verlaufen in der Commissura anterior der Monotremen die Fasern des Tractus cruciatus olfactorii (Fig. 22 u. Textfig. 23, schwarz) und die gesamten Pallialfasern (blau), von denen in der obern Kommissur jede Spur fehlt (s. 17, Fig. 46). Diese ist vielmehr eine rein ammonale Querverbindung, insofern die Verbindung zwischen den beiden, bis nach ganz vorne reichenden Ammonsfalten (s. 17, Fig. 42, 45) in Betracht kommen. Doch finden sich ventral in ihr zwei Bündelsysteme, die beiden Riechbögen Ziehens. Das vordere Bündelpaar sind die Tractus areae-septales (Textfig. 23 rs) welche

nach hinten jederseits je zu einer Fimbria werden (Fig. 22 violett) um so in diesem hintern Abschnitt zur Ammonsfalte zu gelangen. Die Querfaserung in der obern Kommissur enthält ausserdem das Psalterium.

Von diesem Zustande an würde somit nach Eliot Smith, Symington und wohl auch Flower die Balkenbildung einsetzen, indem wie gesagt, angenommen wird, dass durch Smiths Kommissurenbett Pallialfasern von der Vorderkommissur in die ammonale Oberkommissur wandern. Diese phyletische Wanderung erfolgt nach Smith auf die Weise, dass die Faserbündel der



Fig. 23.

Echidna. Querschnitt (Halbschema) durch das Grosshirn, die Commissura anterior treffend. Die Ammonalkommissur rot; Stabkranz blau; Striatum blaupunktiert; die Olfactorialkommissur in der Commissura anterior schwarz.

Commissura, welche an den Seitenkammernwinkel liegen, anstatt nach der andern Seite durch die Vorderkommissur zu ziehen, medianwärts nach dorsalwärts biegen und eben auf diese Weise das Kommissurenbett passierend zur Oberkommissur gelangen.

Dieser Auffassung widerspricht indessen Zuckerkandl (39), indem er annimmt, dass die Tatsache, wonach bei placentalen Säugetieren nach der Rückbildung „des dorsalen Ammonshorns und der Hippocampusfaserung der dorsale Schenkel der Commissura superior eine Verstärkung erfährt, offenbar auf die Massenzunahme der Rinde zu beziehen“ sei. Es würde sich, meint Zuckerkandl, nach seiner Annahme, „die Abschwächung der vordern Commissur bei den placentalen (macrosmatischen) Tieren leicht erklären, aber man sucht in den Schriften der Anhänger dieser Theorie

(der Smithschen, Haller) vergeblich nach einer anatomischen Tatsache, die die Behauptung stützen könnte."

Es unterscheidet Zuckerkandl drei Balkenarten, nämlich solche in denen die Pallialfasern überwiegen (höhern Säugetiere), solche mit mehr Hippocampusfasern (Aplacentalier) und solche in denen im vordern Teil der Commissura superior mehr die Mantelfasern, im hintern mehr die Hippocampusfasern vorwiegen. „Diese Form ist von Bedeutung, denn sie bietet Anhaltspunkte dar, zu erschliessen, in welcher Weise phylogenetisch die Umwandlung des dorsalen Schenkels der Commissura superior in den Balken sich vollzogen haben mag. Man ersieht ferner aus dem Vergleiche der drei Formen klar und deutlich, dass der Balken sich aus dem dorsalen Schenkel der Commissura superior entwickelt."

Aus all dem geht aber unzweideutig hervor, dass Zuckerkandl bei der Balkenbildung dort einsetzt, wo in der Oberkommissur schon Pallialfasern vorhanden sind, also die Monotremen und solche Marsupialier, bei denen Monotremenzustände bestehen, völlig ausser Betracht lässt. Da nun aber diese Zustände einmal bestehen, so können die Pallialfasern in der Commissura superior, wo sie eben sich zeigen, entweder durch eine phyletische Aufwärtswanderung von dort aus, wo sie sich eben vorher befanden, also aus der Commissura anterior im Sinne Smiths erfolgt oder müssen sie an Ort und Stelle entstanden sein. Da sich hierüber Zuckerkandl direkt nicht ausspricht, — er nimmt ja gleich jenen Zustand zum Ausgang, in welchem die Pallialfasern in der Commissura superior schon vorhanden sind, — so ist wohl anzunehmen, dass er sich hier die Pallialfasern an Ort und Stelle entstanden denkt eben „durch die Massenzunahme der Rinde".

Dann aber steht Zuckerkandl auf dem Standpunkt der Nervenauswachsungs-Theorie, der in den letzten Zügen liegenden Neuronenlehre, denn nur mit Zuhilfenahme dieser, lässt sich das erste Auftreten von Pallialquerfasern in der obern Kommissur erklären. Allerdings hat Zuckerkandl versucht bei Parameles jene Fasern aus dem Grenzgebiet zwischen Ammonswindung und Occipitallappen, die dann in dem Alveus gelangen zu Hilfe zu nehmen, — sie könnten ja dann auch bei Monotremen bestehen — für seine Auffassung. Es wären dann dies aber die einzigen

Pallialfasern bei Beginn der Balkenbildung und musste dann die Mantelentfaltung vom occipitalen Gebiete ihren Beginn genommen haben.

Abgesehen nun von dem Umstand, dass sich jene Fasern bei den Chiropteren in vorliegender Arbeit als solche erwiesen, die nicht zur Kreuzung gelangen in der oberen Kommissur — dies hat ja übrigens Zuckerkandl gar nicht nachgewiesen, auch nicht versucht —, sondern palliale Cingularfasern sind, welche den Occipitallappen mit dem Stirnpol des gleichseitigen Mantels verbinden, stünde Zuckerkandls Annahme, denn das wären die Konsequenzen seiner Auffassung, von der Entfaltung des Mantels von occipitalwärts mit allen Tatsachen im Widerspruch.

Es ist also zurzeit keine andere Erklärung für die Entstehung von Pallialfasern in der oberen Kommissur möglich, als die Smithsche. Freilich, das muss man ja Zuckerkandl gegenüber einräumen, jene von Smith angenommene Aufwärtswanderung ist bisher weder anatomisch noch embryologisch festgestellt. Damit aber kann man der Theorie den Boden nicht entziehen, obgleich das letzte Wort die Ontogenese bei Vesperugo und vielen ursprünglichen Marsupialiern hier zu reden haben wird, oder möglicherweise die genaue Erforschung (histologische) jener Marsupialier, die bezüglich des Balkenbeginnes die ursprünglichsten Zustände aufweisen.

Dann könnte noch ein anatomisches Verhalten gegen die Aufwärtswanderung ins Feld geführt werden. Wenn nämlich die Querfasern des Palliums in der vorderen Kommissur glatte, von einer Seitenhälfte zur anderen hinziehende Querfasern wären, dann würde eine Aufwärtswanderung ganz unmöglich sein, denn vor der Commissura anterior befindet sich ja die Faserung des Tractus arco-septalis. Allein, dem ist nicht so, denn jene Querfasern sind nicht glatt, d. h. ohne Äste.

Wenn im Grossen und Ganzen der Tractus cruciatus olfactorii bei Vesperugo auch vor der übrigen Querfaserung liegt, so liegt von dieser doch ein Teil oben auf. Es lässt sich nur an Methylenfärbungen von Horizontalschnitten der Nachweis erbringen, dass diese Fasern keine einfachen Querfasern sind, sondern dass sie Äste abgeben, die ein reiches Geflecht vor der Commissura anterior bilden, um dann so die andere Seitenhälfte zu gewinnen. Diese Faseräste fassen viele Fasern des Tractus

areae-septalis zwischen sich. Es soll dies in einer späteren Arbeit ausführlicher dargestellt werden.

Bei der Aufwärtswanderung der Pallialfasern im „Kommissurenbett" lässt sich diese Tatsache gut verwerten. Es nimmt dann die Wanderung der Pallialfasern ihren Weg vom oberen Rande der Commissura anterior an beginnend, medianwärts durch das Septum pellucidum hindurch, wobei lateralwärts schon früher mit dem vorderen Stabkranz ein enger Zusammenhang bestand (Figg. 20, 21 cr'). Hier lateralwärts ist der Weg somit gut vorgezeichnet. Andererseits kommt es aber auch in Betracht, dass Fasern des Riechbündels bei Monotremen die Commissura anterior durchsetzen und diese dann später als Fibrae perforantes sich erhalten.

Eine andere Frage ist es nun, ob sämtliche Pallialfasern aus der vorderen Kommissur hinauf in die obere gelangen und somit dieser phyletische Prozess bei Vesperugo, Vespertilio, Erinaceus und ähnlichen noch im Fortschreiten begriffen ist, oder nachdem diese Wanderung den Grad des Vesperugo etwa erreicht, innehält und die weitere Vermehrung der pallialen Querfaserung in der oberen Kommissur durch Abspaltung von diesen Fasern aus erfolgt.

Tatsache ist bloss, dass mit fortschreitender Entfaltung des Palliums, dort, wo eine Balkenbildung eingesetzt hat,[1]) die Vermehrung der Pallialkommissurfasern im Balken zunimmt und damit jene in der vorderen Kommissur schritthaltend abnimmt, dass sich dann bei manchen Nagern (Maus) an letztem Orte kaum was von ihnen erhält und in höheren phyletischen Stufen völlig fehlt.

Ob nun dieser spätere Ausfall auf vollständige Aufwärtswanderung oder Rückbildung zurückzuführen ist, dies bedarf noch der Beantwortung. Sicher ist es nur, dass mit der Differenzierung im Pallium wirkliche commissurale Pallialfasern in die obere Lamelle des Balkens gelangen, ferner,

---

[1]) Dass die Balkenbildung nicht von einer allgemeinen Massenentfaltung des Palliums herrühren kann, wie Zuckerkandl möchte, darauf habe ich schon hingewiesen (17), deutend auf den Umstand, dass bei Echidna eine grosse Gyrencephalie sich schon eingestellt hat, ohne Balkenbildung.

dass sie sich dort vermehrt haben müssen, denn die Zahl der pallialen Kommissuralfasern und der Commissura anterior deckt sich nicht mit der viel grösseren im pallialen Balken.

Es hat hier somit die Differenzierung im Pallium selbst begonnen und die Querfaserung ist infolge der Associationscentren vermehrt worden, wie ich dies schon früher annahm.

Damit treten wir an das Pallium heran.

Das einfachste Pallium unter den Säugetieren weist Ornithorhynchus auf. Es ist, wie uns zuletzt Ziehen dargestellt hat (37, pag. 34 ff.), ein durchaus glattes, an der sich nur eine Andeutung einer Silvischen Furche findet, und zwar in Form einer seichten Mulde, die sich dorsalwärts zuspitzt. Das Pallium von Echidna ist vielfach gefaltet, wie denn auch das Pallium von Ornithorhynchus trotz seiner vollständigen Lissencephalie eine grössere Oberfläche aufweist wie bei vielen höheren Formen mit eingesetzter Balkenbildung, bei denen die Pallien die Vierhügel noch freilassen, indessen sie bei den Monotremen dieselben verdecken. Es hat somit bei Monotremen ohne höherer physiologischer Differenzierung das Pallium sich bedeutend vergrössert. Wir wollen diesen Zustand hier nicht weiter berücksichtigen.

Der nächste Schnitt der äusserlich wahrnehmbaren Pallialdifferenzierung ist ausser einer Vertiefung der Fossa Sylvii zu einer Sylvischen Spalte durch das Auftreten einer Grenzfurche hinter dem Frontalpol der Fissura primigenia Ziehens gegeben, wodurch das Stirnhirn dem übrigen Pallium gegenüber sich abzugrenzen beginnt. Dieser Zustand scheint selbständig in den verschiedenen Gruppen erreicht worden zu sein. Es zeigt sich am besten unter den Marsupialiern nach Ziehens Darstellung bei Parameles obesula (l. c. pag. 110 ff.), unter den Insectivoren bei Erinaceus, noch wenig bei Centetes, doch nach Leche (l. c.) mehr wie bei diesem bei Microgole. Es tritt dieser Zustand, wie wir unter andern auch in vorliegender Arbeit sahen, auch unter den Chiropteren bei Vespertilio auf. Dazu aber sind sehr viele Übergänge da.

Bei anderen Lissencephalen, den Glires nämlich, wäre anzuführen, dass bei den meisten es noch nicht einmal zum Beginn einer Sylvischen Furche gelangte, bei Sciurus hierin der erste Schnitt geschah, und trotzdem ist bei ihnen eine höhere physio-

logische Differenzierung des Palliums eingetreten, worauf die schon hohe Entfaltung des pallialen Balkens hinweist.

Die allerersten Furchenbildungen können somit nicht durch höhere funktionelle Differenzierung des Marktes erreicht worden sein — worauf auch die Zustände bei Echidna hindeuten —, sondern sind die Folge wohl von Raumeinschränkungen, allerdings infolge einer Pallialvergrösserung.

Jenen Zustand, in dem sich die Fossa Sylvii zuerst zeigt und die Abgrenzung des Stirnpoles beginnt, möchte ich, ohne

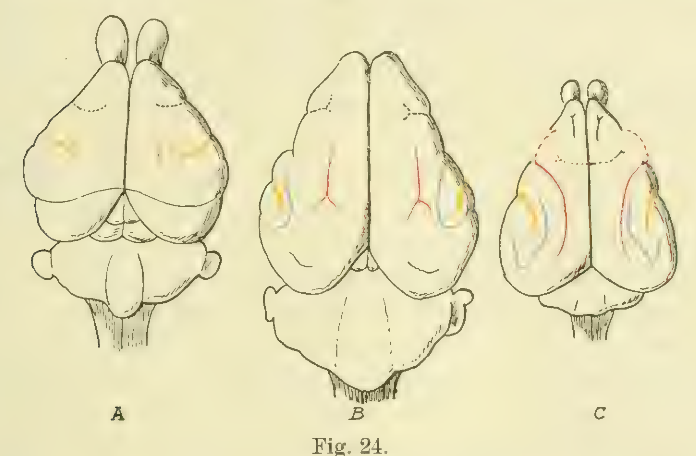


Fig. 24.

Gehirn von oben gesehen. A von Pseudochirus peregrinus (nach Ziehen), B von Macropus [spec.?] (nach Leuret und Gratiolet), C von Putorius vulgaris. Gelb = Fissura Sylvii; blau = Arcus suprasylvius prim.; rot = Fissura lateralis, unterbrochen = Fiss. genualis lateralis; schwarz punktiert = Fiss. cruciata.

Rücksicht auf den phyletischen Stand der betreffenden Tierform und andere Umstände, als den ersten phyletischen Zustand bezeichnen.

Ein weiterer Zustand äussert sich dann darin, dass ausser der besseren Entfaltung der Sylvischen Spalte auf der lateralen Seite eine Fissura postsylvia auftritt, und dass hinter der Grenzfurche am Frontalpol, noch eine beginnende Lateralspalta, die sich übrigens schon bei Parameles zeigen soll, sich einstellt (37, pag. 84 ff.). So bei Pseudochirus peregrinus (Textfig. 24 A) unter den Marsupialiern. Es stellt sich dann bei diesen ein

weiterer Zustand bei Macropus ein, der sich jedoch bei verschiedenen Arten in verschiedenem Grade zu äussern scheint. So ist nach Leuret und Gratiolet das Grosshirn einer nicht näher bestimmten Art mit einer gut ausgebildeten Sylvischen Spalt versehen (Textfig. 24 B), die ein Arcus suprasylvia überwölbt. Die laterale Furche gelangt mit der Fissur hinter dem Stirnpol noch nicht in Verbindung und reicht auch nicht weit nach hinten. Bei Macropus rufus ist nach Ziehen die Sylvische Furche von einer Fissura postsylvia umwölbt, allein eine Fissura antesylvia fehlt und es scheint, als wenn wenigstens auf der rechten Seite, die Lateralfurche, welche auch hier ohne Verbindung mit der Querspalte hinter dem Stirnpol bleibt, mit ihr in Verbindung treten wollte. Dieser Zustand bei Macropus möge der zweite phyletische Zustand heissen.

Diesen zweiten Zustand erreichen bis zu einem gewissen Grade die Glires selbständig, aber erst nachdem der Balken eine hohe Entfaltung errungen hat.

Die Manteloberfläche ist bis auf eine kurze sagittale Furche bei Mus auf dem Stirnpol völlig glatt. Erst bei Lepus zeigt sich dann eine Längsfurche auf dem dorsalen Mantel. Diese hatte ich früher mit jenen oben erwähnten bei Mus als Sulcus coronalis gleichgestellt. Ich möchte diese Furche aber lieber sagittale Stirnfurche nennen, da Eliot Smith etwas anderes mit jenem Namen belegt hat. Nach ihm heisst untere Fissura genualis lateralis so, wenn sie ausser Zusammenhang mit der Lateralfurche ist. Die Sagittalfurche fehlt bei Lepus, doch ist eine Lateralfurche vorhanden. Erst bei Dolichotis, wie die Untersuchungen Beddards (3) festgestellt haben, zeigt sich diese Längsfurche entlang der ganzen dorsalen Fläche des Palliums bis auf den Stirnpol hin. Bei Lagopus soll nach demselben Forscher diese Furche, etwa in gleicher Höhe mit dem freien Ende der Sylvischen unterbrochen sein, so dass eine vordere und hintere Furche gleicher Richtung sich bei dieser Form findet.

Bei Dolichotis ist jedenfalls ein Zustand vorhanden, der sich in der starken Entfaltung einer Lateralfurche kund gibt, die sich bis auf das Stirnhirn erstreckt. Bei Dolichotis macht diese laterale Furche vor der Sylvischen Furche eine nach seitwärts gerichtete Biegung und an dieser

Stelle zeigen sich nach aussen gerichtete beginnende Furchenanlagen. Nehmen wir diese für eine beginnende Fissura genualis lateralis, so ist hier ein Beginn vorhanden, der in gleicherweise sich bei Musteliden einstens zeigen musste. Löst sich dann das vordere Stirnende der Glireslateralfurche ab, wie dies sich bei Lagobus einstellt, so wird der Beginn zu weiterer Gestaltung noch evidenter.

Es zeigt sich bei den Glires auf der ventralen lateralen Seite des Gehirns, entlang der Fissura rhinalis eine Rindendifferenzierung, die bei der Maus noch gering und chiropterenähnlich ist, bei Sciurus sich weiter entfaltet und bei Lepus wohl den höchsten Grad (vielleicht höher bei Dolichotis und auch anderer) unter den Glires erreicht. Es trennt sich da, vom Stirnhirn beginnend, wie wir schon gesehen haben, und bis auf das Temporallappengebiet ziehend, ein Plexusteil in der Lateralrinde ab, wodurch zwischen ihm und der Capsula externa ein Ganglienzellstreifen sich sondert. Es ist dieses ein primäres, doch sich weit erstreckendes Claustrum, wie aus C. u. O. Vogts Querschnittabbildungen am Kaninchengehirn (l. c. I. Teil, Taf. 56, Figg. 1—3) hervorgeht. Eine beginnende Fossa Sylvii wird dann bei Lagostomus und Dolichotis zur Fissura Sylvii.

Von xenanthren Edentaten habe ich Gelegenheit gehabt durch die Güte des Herrn Kollegen Göppert, dem hier dafür abermals mein innigster Dank gebührt, das Gehirn von Choloepus didactylus kennen zu lernen. Es sind bei diesem Choloepus Zustände am Grosshirn vorhanden, welche jene der Glires übertreffen. Ein wohl gleichstarker Balken (Textfig. 25 A. cc) wie bei den Nagern ist vorhanden, was aber diesen Edentaten höher als die Glires stellt, das ist eben die Furchung am Grosshirn. Schon über dem Balken findet sich eine Fissura suprasplenialis (A. fsp), welche nicht wie Flower (11) berichtet und abbildet, frei am Stirnpol endet, sondern vorne bis zur Schlussplatte, der Area praecommissuralis, hinunterreicht. Fast an gleicher Stelle, wo diese Furche vorne aufhört, mündet in dieselbe eine andere, von vorne nach unten und etwas hinten zu ziehend. Diese Furche (sg) ist die Fissura genualis interna und gelangt dorsalwärts, dort als Sulcus interfrontalis (B. s) auf die laterale Mantelseite übergreifend um dann in die Rhinalfurche (srl) zu münden. Es wird durch die Fissura genualis interna und der Interfrontalfurche ein Stück Stirnhirn (stl′) abgegrenzt,

das in Anbetracht seiner Beziehung zu dem Lobus und Bulbus olfactorius. mit dem innern Stirnlappen der Musteliden gleichgestellt werden dürfte. Ein gut Teil Stirnhirn verbleibt dann im übrigen grossen Pallium. An letzterem ist vorne eine Furche

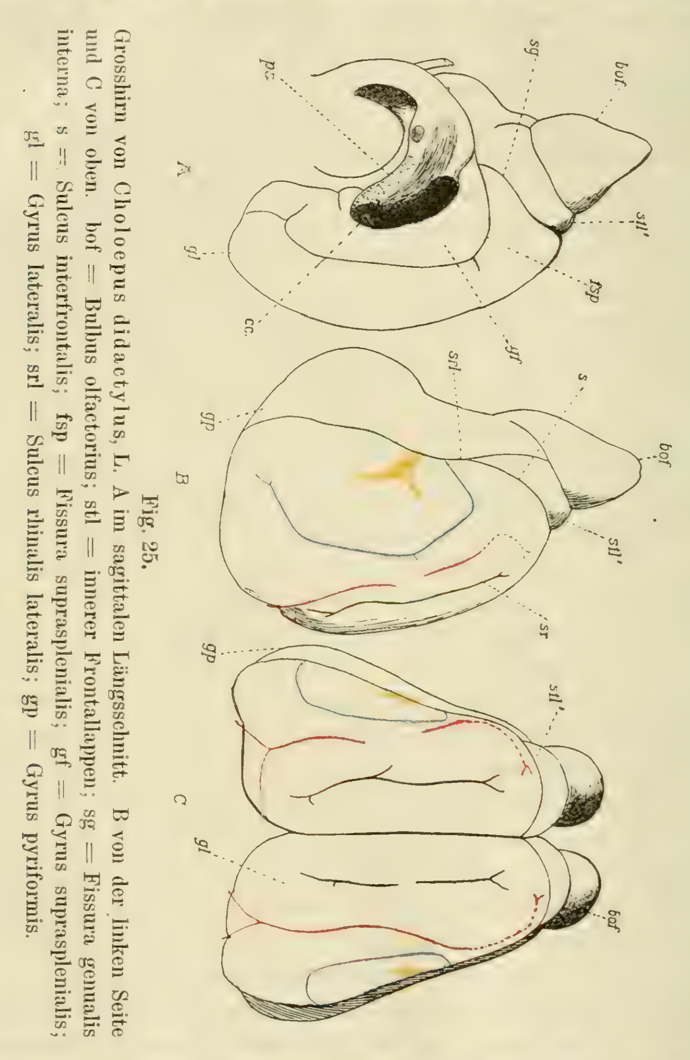


Fig. 25.

Grosshirn von Choloepus didactylus, L. A im sagittalen Längsschnitt. B von der linken Seite und C von oben. bof = Bulbus olfactorius; stl = innerer Frontallappen; sg = Fissura genualis interna; s = Sulcus interfrontalis; fsp = Fissura suprasplenialis; gf = Gyrus suprasplenialis; gl = Gyrus lateralis; srl = Sulcus rhinalis lateralis; gp = Gyrus pyriformis.

vorhanden, die am Stirnpol einen Bogen beschreibt (mit roter, unterbrochener Linie) und sich dann dorsalwärts wendend (B. C) bis in die occipitale Gegend zieht. Auf der rechten Seite des von mir beobachteten Exemplares war diese Fissur kontinuierlich,

links unterbrochen. Es kann sich hier nur um die Lateralfurche handeln, die vorne einen beginnenden Kniegyrus umgrenzt (vgl. Textfig. 9). Nun aber zeigen sich eigenartige Zustände, denn ein Sulcus cruciatus fehlt und findet sich parallel mit der Lateralfurche eine andere, die sich vorne bis auf den Stirnpol erstreckt. Dadurch wird der mächtige Lobus s. Gyrus lateralis, der medianwärts die dorsale Fläche auch einnimmt, seiner Länge nach halbiert. Diese innen von der Lateralfurche gelegene Furche kann man als eine Eigenartigkeit auffassen, wobei freilich bezüglich ihrer Genese kaum etwas feststellbar wäre.

Anders verhält sich die laterale Palliumseite, denn hier findet sich der Arcus suprasylvius primarius (blau) in durchaus ursprüngliche Weise um eine seichte Fossa Sylvii die in zwei Dorsalhörner ausläuft (gelb).

Turner hat das Gehirn eines andern xenanthren Edentaten des Dasypus sexcinctus beschrieben (27). Darnach endet die Lateralfurche am Stirnpol gegabelt ohne jene zu umsäumen, was eine andere weiter nach hinten sich nicht fortsetzende Furche besorgt. Die innere Furche ist am dorsalen Pallialteil zwar vorhanden, doch nur kurz, hat eine occipitale Lage und ist nach auswärts zu gerichtet. Zeigt sich somit schon in der Furchenbildung — der Arcus fehlt — ein primärerer Zustand als bei Choloepus, so wird dieser noch klarer durch das Verhalten des Balkensystems, das keine so hohe Entfaltung wie bei Choloepus hat, ja kaum höher stehen dürfte wie jenes von Erinaceus, wie dies deutlich auch Abbildungen zweier Längsschnitte durch den Balken von Dasypus villosus Zuckerkandls (41) illustrieren. Auch ist dementsprechend die Commissura anterior ansehnlich.

Die Abbildungen der Längsschnitte der Hirne von Dasypus novemcinctus und Bradypus tridactylus die in Zuckerkandls Riechhirnwerk sich finden, sind so mangelhaft, dass sie bei der Beurteilung der Zustände nicht in Betracht kommen können, denn wenngleich jene über das Dasypusgehirn einen primitiven Zustand vermuten lassen, behauptet der Autor „der Balken“ der Edentaten „erfreue sich der für die meisten Säuger typischen Form und relative Grösse (38, pag. 18).“

Die Abbildung eines sagittalgeschnittenen Gehirns von Dasypus setosus durch Flatau und Jacobsohn lassen dort

auch keinen höhern Zustand für das Balkensystem vermuten, wie es Turner für die obengenannte Art angab.

Aus all dem lässt sich aber jetzt schon feststellen, dass bei den xenanthren Edentaten zwei verschiedene phyletische Zustände bezüglich des Balkensystems bestehen, und bei diesen wohl aller Wahrscheinlichkeit nach, von niedern Zuständen die höhere, wie überall, in der Abteilung erreicht wurden.

Als weitern Zustand der Palliumentfaltung können wir jenen der Musteliden anreihen, welche die ursprünglichste in der komplizierten Manteloberflächenentfaltung bei den Placentaliern ist, selbstverständlich von gewissen Zuständen der Glires abgesehen, und den wir den dritten phyletischen Zustand nennen wollen.

Dieser Zustand wurde schon im speziellen Teil dieser Arbeit besprochen und hier zur Wiederholung nur so viel, dass der Stirnlappen in einen äussern und innern Abschnitt zerlegt ist, wobei die Fissura cruciata nach dem übrigen Pallium zu eine Grenze bildet. Eine weitere Abgrenzung am Pallium erfolgt durch die Fissura lateralis, welche mit der Fissura suprasplenialis den Gyrus lateralis abgrenzt. Über der Sylvischen Furche wölbt sich der Arcus suprasylvius primarius.

Diese Urfurchen finden sich nun auch bei den übrigen Carnivoren wieder. Die meiste Ähnlichkeit mit der Furchenbildung der Sohlengänger weist das Grosshirn der Felinen auf. Ich verweise diesbezüglich auf Tafel V von Leuret und Gratiolet. Bei der Katze, von der ich nach diesen Autoren die Grosshirnoberfläche kopiert habe (Textfig. 26 C), ist die Lateralfurche in ihrer Ursprünglichkeit deutlich vorhanden und steht im Zusammenhange mit der Fissura genualis lateralis (rechts), doch kann dieser Zusammenhang auch unterbrochen sein (links). Der Arcus suprasylvius prim. ist deutlich ausgeprägt. Beim Löwen und dem Panther erhält sich die Fissura lateralis in ihrer Ursprünglichkeit, allein in der Gegend des Mittellappens und um die Sylvische Furche herum stellten sich sekundäre Zustände ein. Während der Arcus suprasylvius prim. sich in vollem Umfange erhält, haben sich auf dem Gyrus antesylvius und postsylvius zwei neue Furchen gebildet. Auf ersterem zieht eine Furche fast parallel mit der Fissura antesylvia auf dem Operculum weit

nach vorne, erstere überragend. Die Furche auf dem Gyrus postsylvius halbiert diesen und biegt über dem dorsalen Ende der Sylvischen Spalte etwas bogenförmig nach dem Gyrus antesylvius um, ohne sich mit der sekundären Furche auf ihm zu verbinden. Diese beiden neuen Furchen könnte man am besten Fissura antesylvia secundaria und F. postsylvia secundaria nennen.

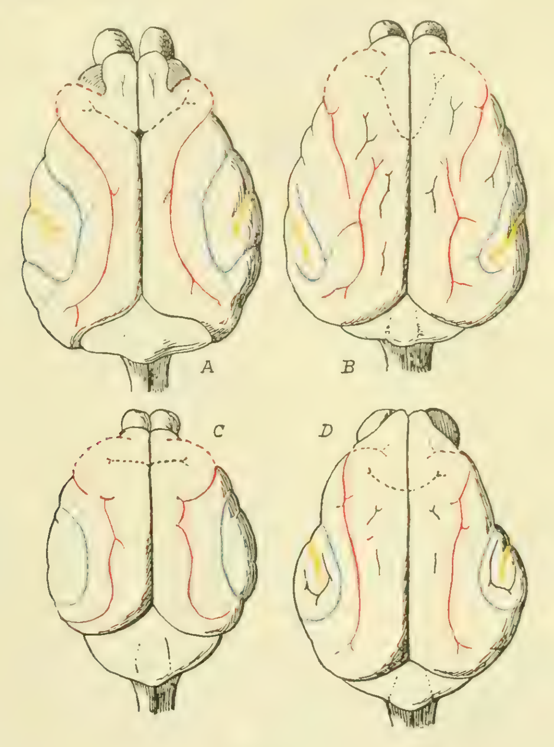


Fig. 26.
Gehirn von oben gesehen. A Mustela, B Lutra, C Katze, D Fuchs. Die drei letzten (nach Leuret und Gratiolet). Gelb = Fissura Sylvii; blau = Arcus suprasylvius prim.; rot = Fissura lateralis, unterbrochen F. genual. lateralis; schwarz punktiert = Fissura cruciata.

Die Fissura genualis externa ist als Fortsetzung der Sylvischen Furche nach vorne und als Begrenzung des Operculum vorhanden, allein ihr Zusammenhang mit der F. gen. lateralis ist unterbrochen.

Die beiden Furchen F. ante- und postsylvia secundaria sind auch bei der Katze vorhanden — wie dies auch Flatau und

Jacobsohn zugeben, welche erstere Fissura ectosylvia anterior und letztere posterior bezeichnen — und wir können sie als bezeichnendes Merkmal für die Felinen auffassen.



Fig. 27.

Rechte Hälfte des Gehirns von oben gesehen. A Reh; B Wildschwein. Beide nach Leuret und Gratiolet. Gelb = Fissura Sylvii; blau = Arcus suprasylvius prim.; rot = Fissura lateralis; unterbrochen = F. gen. lateralis; schwarz punktiert = Fissura cruciata.

Bei den Caninen haben sich diese beiden Furchen ober dem Ende der Sylvischen Spalte mit einander verbunden (Textfig. 26 D und Textfig. 28 A), wodurch ein sekundärer (also zweiter) Arcus suprasylvius für sie kennzeichnend wird.[1]) Die gut erhaltene Fissura lateralis ist entweder im Zu-

[1]) Die halbbogenförmige Anordnung der Furchen um die Sylvische Furche wurde bekanntlich durch Hutschke, Leuret und Meynert (43) als ein Urzustand gedeutet, denen gegenüber Ziehen die Meinung vertritt, es handele sich um ein relativ spätern Erwerb in diesen Bogenfurchen (34, pg. 154). Wie wir aber sahen, ist die Fissura postsylvia gerade nach den Untersuchungen Ziehens etwas sehr altes, da schon bei Marsupialiern vorhanden und auch für die antesylviale Furche findet sich ein Beginn dort, und es kann sogar zu einem geschlossenen Bogen, dem Arcus suprasylvius primarius gelangen (bei einen Macropus nach Leuret und Gratiolet).

sammenhang mit der Fissura genualis lateralis (Fuchs, Hund, doch nicht immer) oder ist eine Unterbrechung zwischen ihnen vorhanden (beim Wolf).

Eine Anzahl sekundärer anderer Furchen zeigt sich sowohl bei Felinen (mehr beim Löwen als dem Panther) als auch bei den Caninen.

Bei den Pinnipediern zeigen sich infolge zahlreicher sekundärer Furchen, dann Unterbrechungen und neuen Verbindungen zwischen den Urfurchen, so verschwommene Zustände, dass der ursprüngliche Zustand stark verschleiert wird. Ich verweise hier hauptsächlich auf eine Abbildung Flatau und Jacobsohns (l. c. Fig. 57), welche das Grosshirn von Phoca vitulina von der Seite darstellt. Es verbindet sich die Lateralfurche vorne mit der Fissura antesylvia prim. und das nach vorne zu ziehende Verbindungsstück dürfte am ehestens mit der Fissura genualis lateralis verglichen werden. Ausser Zusammenhang mit ihr steht eine senkrechte, die die Autoren als F. praesylvia bezeichnen, die möglicherweise aber unsere F. genualis externa sein könnte. Auch die Sylvische Furche zeigt oben eine Gabelung, deren vorderen Ast Flatau und Jacobsohn als Fissura ectosylvia anterior bezeichnen. Von allen diesen sekundären Veränderungen, die im grossen und ganzen den ursprünglichen Typus doch nicht verwischen, möchte ich nur darauf hinweisen, dass der Stirnlappen sich in starker Konkurrenz mit dem Operculum zeigt.

Vollends bei den Cetaceen würden wir vergeblich nach den Urfurchen suchen, denn mit Ausnahme der Sylvischen Furche ist infolge einer immensen sekundären Durchfurchung der Grosshirnoberfläche alles verwischt. Eine starke sekundäre Veränderung zeigt sich auch bei den Ungulaten, wobei die Zustände von Hyrax leider noch zu wenig bekannt sind. Unter den Artiodactylen liesse sich noch ein Vergleich wagen bei dem Reh und dem Schwein in Anbetracht dessen, dass die Lateralfurche bei Lutra unter den Carnivoren sich sicherlich aufgelöst und der Bogenfurche gegenüber eine gewisse noch indirekte Beziehung eingeht (Textfig. 26 B). Darnach hätte sich denn bei dem Schwein (Textfig. 27 C) die Lateralfurche aufgelöst in einen vordern und hintern Abschnitt, wobei der vordere die Beziehung zur Fissura genualis lateralis aufgab und letztere mit der Fissura cruciata

sich verband. Das hintere Ende des vorderen Teiles der Lateralfurche verband sich mit der Fissura praesylvia.

Bei dem Reh (A) wären dann die Zustände so zu deuten, dass jene Verbindung der Fissura genualis lateralis mit der Fissura cruciata wieder aufgegeben und eine Verbindung mit dem vordern Ende des vordern Teils der Lateralfurche eingegangen ward, oder sich diese von Anfang an erhält. Diese scheint für die Carnivoren kennzeichnend zu sein, da nach Krueg (42) eine solche Verbindung zwischen der Fissura genualis lateralis (s. F. coronalis) und dem Arcus suprasylvius — bei Krueg Fissura suprasylvia — auch bei Dama platyceros, Cervus elaphus und Rangifer tarandus besteht.

Die Verbindung des vordern Teils der Lateralfurche mit der Fissura praesylvia ist beim Reh eine viel innigere geworden, die beiden fallen zusammen.

Bei den Equiden geht der oben gebildete Zustand noch weiter und ein Vergleich wird beim völlig entwickelten Gehirn zur Unmöglichkeit. Gut erkenntlich ist der primäre Arcus suprasylvius bei Elephant, sonst aber nichts mehr.

Mit der exquisiten Stellung der Sirenia zeigt sich bei ihnen ein eigenartiges, jedenfalls ursprüngliches Verhalten, indem volle Lissencephalie besteht und ausser der ansehnlichen Sylvischen Spalte keine Furche sich an der Palliumoberfläche zeigt.

Bei den Affen (Textfig. 28 B) zeigt sich ein Zustand, der bisher nirgends auftrat, und besteht in der stark Nachhintenversetzung des Sulcus cruciatus, denn mit Ziehen halte ich Turner gegenüber daran fest, dass die Fissura coronalis der Carnivoren nicht der Fissura centralis der Primaten homolog ist, sondern letztere ihr Homologon in der Fissura cruciata der Carnivoren hat. Diese Verschiebung wird durch die hohe Entfaltung des Stirnlappens bedingt.

Gegen die Gleichstellung der Fissura cruciata mit dem Sulcus centralis könnte man allerdings geltend machen, dass die Hitzigschen vier Bewegungszentren bei dem Hunde hinter der Kreuzfurche, in dem hinteren Schenkel des Kniegyrus nämlich, bei Simiern jedoch vor der Zentralfurche, in der vorderen Zentralwindung liegen. Darum u. a. will Pantsch (44) wie auch Hitzig die Zentral- oder Rolandosche Furche, welche, wie Meynert zuerst annahm (43), als Grenze für den Stirnlappen

nach hinten gilt, der Kreuzfurche nicht gleichstellen, und erstere aus anderen Gründen als eine Verschmelzung von Furchen auffassen. Die hohe Entfaltung am Stirnlappen[1], nicht weniger im dorso-occipitalen Gebiet des Mantels bringen allerdings sekundäres Zusammendrängen mit sich, wie denn auch in die Sylvische Spalte vieles hineingerät, allein darum bleibt Meynerts Annahme doch bestehen.

Wenn die Zentralfurche bis zur Medianspalte reicht, so weist sie eben hierdurch ein ursprüngliches Verhalten auf. Dafür

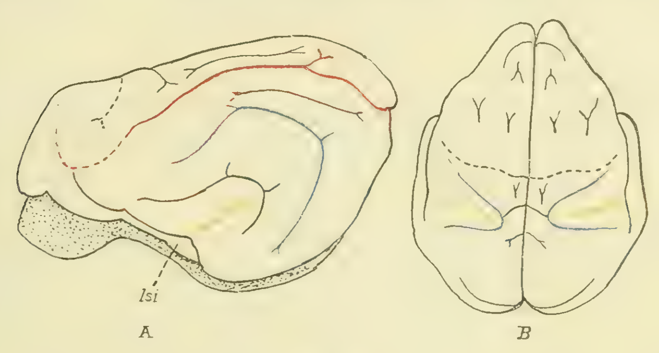


Fig. 28.

A = Grosshirn vom Hund (Pintsch) von der Seite. B dasselbe von Semnophitecus von oben. lsi = Lobus suprainsularis. Gelb = Fiss. Sylvii; blau = Arcus suprasylvius prim.; rot = Fiss. lateralis, punktiert = Fiss. genualis lat.; schwarz punktiert = Fissura cruciata (beim Affen F. centralis).

greift sie sowohl bei den Prosimiern als auch den Simiern weit lateralwärts bis oft auf das Operculum vor, doch kann sie bei Halbaffen öfter bloss angedeutet sein.

Die Sylvische Furche ist überall mächtig entfaltet. Über ihr kann sich der primäre Arcus suprasylvius deutlich erhalten wie etwa bei Semnophitecus und bei Cebus nach Zuckerkandl (40). Der vordere Schenkel, die Fissura praesylvia nämlich, führt hier vielfach den Namen Sulcus infraparietalis, die Fissura postsylvia

[1]) Sowohl diese als jene im dorso-occipitalen Gebiete gegenüber dem viel geringeren im Inselgebiete bringen es dann mit sich, dass eine direkte Vergleichung der Furchen noch viel mehr erschwert wird. Ganz richtig bemerken hierzu Flatau und Jacobsohn (l. c. pag. 549), dass die „wenigste Ähnlickkeit im Verlauf ihrer Furchen die laterale Fläche des Stirn- und Scheitelhirns aufweisen, vom occipitalen gar nicht zu sprechen, welches in seiner Form ja so ausserordentlich wechselt“.

wird die Affenspalte genannt. Diese soll sich nach Cunningham (7) bei dem Menschen nur noch vorübergehend ontogenetisch erhalten.

Oben mündet in den primären Bogen eine Querfurche bei Cebus (Fissura parieto-occipitalis medialis bei Zuckerkandl) oder fehlt diese Verbindung wie bei Semnophitecus. Es kann aber der Arcus auch völlig aufgelöst und dann mit anderen Furchen in Beziehung treten, wie denn dies bei höheren Formen, insbesondere bei den Primaten zur Regel wird. Ein Arcus semicircularis kann, wenigstens teilweise, wie bei Cebus etwa, sich erhalten.

Ein Kennzeichen des Affenhirns ist noch das Fehlen der Lateralfurche. Es erklärt sich dies am Frontalhirn aus der dort erfolgten kräftigen Umgestaltung. Ein Überrest müsste, wenn überhaupt noch vorhanden, hinter dem Sulcus centralis zu suchen sein.

Auf weiteres soll hier aber nicht eingegangen werden, denn es war bloss meine Absicht, darauf hinzuweisen, dass die Primärfurchen: Fissura cruciata, lateralis, Arcus suprasylvius primarius und die Sylvische Furche bei allen Abteilungen der Säugetiere, wo nicht absolute Lissencephalie herrscht, nachweisbar sind. Selbst dort, wo die Gyrencephalie eben einsetzt — ich verweise diesbezüglich auf die Zustände bei Dolichotis nach Beddard (3) — sind die ersten Eindrücke vorhanden, so die Fossa Sylvii, eine bis weit nach vorne aufs Stirnpol sich fortsetzende Lateralfurche, wobei allerdings die Zentralfurche bloss durch eine Delle angedeutet ist.

Es ist gewiss richtig, dass die Furchung des Grosshirnmantels, polyphil, d. i. in den einzelnen Ordnungen der Säugetiere selbständig entstanden ist, wie dies wohl zuerst Gegenbaur (13) aussprach und welcher Ansicht sich auch Flatau und Jacobsohn anschlossen. Diese Ansicht teile ich auch, doch dürfen wir dabei freilich nie vergessen, dass ja im gewissen Sinne alle Organe der Säugetiere einen ähnlichen Weg einhalten mussten, insofern, als die einzelnen Abteilungen sich als Äste eines Stammes zeigen.

Ich habe im speziellen Teil dieser Arbeit darauf hingewiesen, dass die Furchenbildung bei Marsupialiern, Chiropteren und Insectivoren in der Abteilung selbst sich abspielte. Insofern

schliesse ich mich somit dieser Annahme an, allein, bemerken möchte ich dazu nach meinen bisherigen Ausführungen, dass die Furchung des Palliums bis zu einem gewissen Grade aus gleichen Gründen erfolgen musste, sonst wäre das Vorhandensein der Urfurchen unerklärlich, und erst von einem gewissen Stadium intensiverer Ausdehnung des Palliums an die eigenartige Entfaltung — durch Bildung neuer Furchen, durch Unterbrechung von Urfurchen, durch Entwicklung von sekundären Furchen zu Hauptfurchen, wie Ziehen dies uns zuerst klar

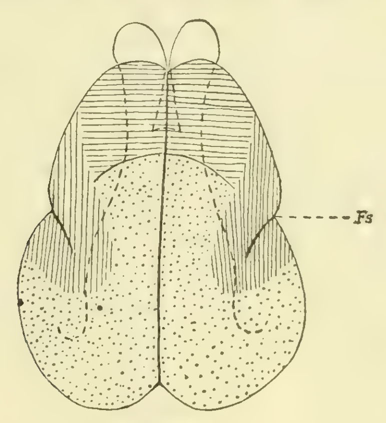


Fig. 29.
Schema der Mantelgebiete am Grosshirn eines Säugetiers. Das Stirngebiet quer-, das Inselgebiet längsschraffiert; punktiert das dorso-occipitale Gebiet; das Riechhirn unten mit unterbrochener Linie; Fs = Fissura Sylvii.

gemacht hat (17, 18, 19) — in den Abteilungen beginnt. Mit anderen Worten: Die Furchen an dem Grosshirnpallium entwickeln sich bis zu einem gewissen (Urfurchen) Grade nach demselben Schema.

Es geschieht dies, weil an dem ursprünglich glatten Hirnmantel drei, wohl auch physiologisch einigermaßen begrenzte Gebiete sich entfalten. Das erste Gebiet ist am Stirnpol das Stirngebiet (Textfig. 29). Es reicht dorsalwärts nicht weit ursprünglich (Marsupialier, Chiropteren, Insectivoren) und wird dem nächstfolgenden Gebiet gegenüber durch eine oft sehr geringe Grenzmarke abgegrenzt, die sich jedoch zur Kreuzfurche gestaltet

in höheren Stadien. Es umfasst das Stirngebiet den ganzen Mantel, vorn von der Fissura rhinalis bis zur Medianspalte. Dadurch unterscheidet es sich von dem nächstfolgenden Gebiet, welches nur die untere Grenze mit ihm gemeinsam hat, die Medianspalte aber nicht erreicht. Es ist dieses Gebiet das Inselgebiet. Es zeigt sich bereits bei völliger Lissencephalie, ohne Fossa und Fissura Sylvii, lateralwärts hinter dem Stirngebiet (Textfig. 1 C) in der Rinde in bestimmter Weise, wie dies im speziellen Teil bei den Chiropteren erörtert wurde. Durch die dem übrigen Pallium entsprechende Vergrösserung dieses Gebietes, das ja mit der höheren Forderung als spezielles Associationsgebiet sich gleichfalls vergrössern musste, musste es hier naturgemäss zu einer Einfaltung gelangen, wodurch es zur Bildung der Fossa und Fissura Sylvii und an ihrem Mündungsteil zur Rhinalfurche gelangte. Es verschwand so dies Gebiet in die Tiefe, aber erst später als Insula. Es deckt sich der Begriff der Insel (makroskopisch) nicht völlig mit dem histologischen Begriff des Inselgebietes, denn die Insel ist ursprünglich — wie wir sahen, sogar bei den Carnivoren — nur ein Teil davon. In späteren phyletischen Stadien aber, wenn an dem Randgebiet der Fissura Sylvii höhere Entfaltung von Stirn- und Temporallappen beginnt, gelangt das ganze Inselgebiet in die Fossa Sylvii. Was da an Umfang verloren geht, wird durch Faltungen an der Insula Reilii ersetzt. Dabei zeigt sich eine hohe Differenzierung im Pallium des Inselgebietes. Es ist wohl anzunehmen, wie dies schon weiter oben erörtert wurde, dass das Inselgebiet ein grosses Associationszentrum in sich fasst.

Das dritte Gebiet des Palliums umfasst alles, was nun übrig geblieben, den ganzen dorsalen Teil über dem Inselgebiet, sowie den ganzen occipitaltemporalen Lappen. Am besten könnte es dorso-occipitales Gebiet bezeichnet werden.

Ganz schematisch lässt sich ja meine Einteilung freilich nicht nehmen, da ja das vermeintliche Associationsgebiet, gekennzeichne durch die Capsula lateralis, Claustrum und nach innen begrenzt durch die Capsula externa, bei den Carnivoren lateralwärts weit in die beiden anderen Gebiete eingreift, wie denn auch die Sylvische Furche weiter oben aus dem Inselgebiete rückt. Auch bezeichnet der Sulcus lateralis nicht ganz genau die laterale Grenze.

Mit dem Versinken des Inselgebietes berühren sich dann als Ränder der Sylvischsn Furche Frontal- und Dorso-occipitalgebiet. Je höher aber die physiologische Differenzierung des Palliums gelangt, um so mehr greifen diese zwei letzten Gebiete an ihren Grenzen ineinander.

Wollen wir nun diese drei Gebiete nach ihrem physiologischen Werte schätzen, so wäre dem Stirnhirn das Bewusstsein und die höheren Fähigkeiten — worauf ja auch die Entfaltung des Sprachgebietes in ihm (an Stelle des früheren Operculums) hinweist u. v. a., eigen. Der obere Teil des dorso-occipitalen Gebietes umfasst motorische und sensorische Centren, im hinteren Gebiet gelangt Seh- und Hörvermögen zu höherer Entfaltung.

Dabei sind durch die immerwährende Vergrösserung des gesamten Palliums, hauptsächlich aber des Stirn- und Temporallappens, wie dies zuerst Meynert ausdrücklich betonte (43), eine grosse Anzahl sekundärer, ja tertiärer Faltungen und in direktem Zusammenhang damit Fissurbildungen entstanden. Früher oberflächlicheres wurde in den Windungen tiefer verlegt, wodurch eben die Tiefspalten als ursprünglichere Bildungen von der Oberfläche schwinden mussten.

Literaturverzeichnis.

1. Arnbäck-Christie-Linde, A.: Zur Anatomie des Gehirns niederer Säugetiere. Anat. Anz., Bd. XVIII. 1900.
2. Beddard, F. E.: Some Notes upon the brain and other structures of Centetes. Novitates zoologiae, Vol. VIII. 1901.
3. Derselbe: Notes on the Anatomy of Dolichotis patagonica. Proc. Zool. Soc. 1891.
4. Burdach: Vom Bau und Leben des Gehirns. Leipzig 1822.
5. Clark: The comparative Anatomy of the insula. Journ. of Neurology, Vol. VI. 1896.
6. Ramón y Cajal, S.: Studien ü. d. Hirnrinde des Menschen. 2. Heft. Leipzig 1900. (Übersetzt v. J. Bresler.)

7. Cunningham, D. J.: The complete fissures of the human cerebrum etc. Journ. of Anatomy and physiol. Vol. XXIV. 1890.
8. Dräsecke, J.: Das Gehirn der Chiropteren. Monatsschr. f. Psychiatrie und Neurologie. 1903.
9. Flatau, E., und Jacobsohn, L.: Handbuch der Anatomie und der vergl. Anatomie d. Zentralnervensystems der Säugetiere. Berlin 1899.
10. Flower, A. H.: On the posterior lobes of the Cerebrum of the Quadrumana. Philos. transact. 1862.
11. Derselbe: On the commissures of the cerebral hemisphaeres of the Marsupialia and Monotremata etc. Philos. transact. of the L. R. Sc. 1865.
12. Ganser, L.: Vergl. anatomische Studien ü. d. Gehirn des Maulwurfs. Morphol. Jahrb., Bd. VII. 1882.
13. Gegenbaur, C.: Vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I. Leipzig 1898.
14. Golgi, C.: Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano 1886.
15. Haller, B.: Vom Bau des Wirbeltiergehirns. I. Morphol. Jahrb. XXVI.
16. Derselbe: Vom Bau dcs Wirbeltiergehirns. II. Morphol. Jahrb. XXVIII.
17. Derselbe: Vom Bau des Wirbeltiergehirns. III. Morphol. Jahrb. XXVIII.
18. Kölliker, A.: Handbuch der Gewebelehre. Bd. II, Nervensystem. Leipzig 1896.
19. Leche, W.: Ein eigenartiges Säugetierhirn, nebst Bemerk. ü. d. Hirnbau d. Insectivora. Anat. Anz., Bd. XXVII. 1905.
20. Lauret, Fr., et Gratliolet, P.: Anatomie comparée du Système nerveux. Paris 1839—1857.
21. Marchand, F.: Die Morphologie des Stirnlappens und der Insel der Anthropomorphen. Arb. a. d. pathol. Institut zu Marburg. Bd. II. 1893.
22. Owen, R.: On the Structure of the Brain in Marsupial Animals. Philos. transact. 1837.
23. Smith, Eliot: The origin of the Corpus callosum. Transact. of the Linnean Society of London. Vol. VII, 2 ter. Zool. 1897.
24. Derselbe: On the Morphol. of the cerebral commissures in the vertebrata etc. Ebenda. Vol. VIII.
25. Derselbe: Notes on the Brain of Macroscelides and other Insectivora. Ebenda. 1900.
26. Symington, J.: The cerebral Commissures in the Marsupialia and Monotremata. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XXVII. 1893.
27. Turner, W.: Notes more especially on the bridging convolutions in the brain of Chimpansee. Proc. Roy. Sc. of Edinburg. 1866.
28. Derselbe: Comparison of the convolutions of the seals and walrus, with those of carnivora and of apes and man. The Journ. of Anat. and Physiol Vol. XXII. 1888.
29. Derselbe: On the brain of Dasypus sexcinctus. Ebenda. Vol. I. 1867.
30. Vogt, C. u. O.: Neurobiol. Arbeiten. Denkschr. d. med. naturwiss. Gesellschaft zu Jena, Bd. IX.
31. Waldeyer, W., Sylvische Furche und Reilsche Insel des Genus Hylobates. Sitzungsber. d. k. preuss. Akd. d. Wiss. 1891.

32. Redlich, E.: Zur vergl. Anatom. der Associationssysteme des Gehirns der Säugetiere. I. Das Cingulum. Arb. a. d. neurolog. Institut der Wiener Universität, Bd. 10. 1903.
33. Derselbe: Zur vergl. Anatom. der Associationssysteme etc. II. Der Fasciculus longitud. inferior. Ebendort. Band XII. 1905.
34. Ziehen, Th.: Zur vergl. Anatom. d. Hirnwindungen etc. Anat. Anz. 1890.
35. Derselbe: Über Grosshirnfurchen des Halbaffen. Arch. f. Psychiatrie. Bd. XXVIII.
36. Derselbe: Die Grosshirnfurchen von Hylobates- und Semnopithecus-Gehirns. Anat. Anz. 1896.
37. Derselbe: Das Zentralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Semons Forschungsreisen. Bd. VI. Jena 1897.
38. Zuckerkandl, E.: Über das Riechzentrum. Stuttgart 1887.
39. Derselbe: Rindenbündel des Alveus bei Beuteltieren. Anat. Anz., Bd. XXIII.
40. Derselbe: Das Gehirn der Cebiden. Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol. Bd. VIII.
41. Derselbe: Beitrag z. Anatomie der Riechstrahlung v. Dasypus villosus. Arb. a. d. neurol. Instit. d. Wiener Universität. Bd. IX. 1902.
42. Krueg, J.: Über die Furchung der Grosshirnrinde der Ungulaten. Zeitschrift f. wiss. Zoolog. Bd. XXXI. 1878.
43. Meynert, Th.: Die Windungen d. konvexen Oberfläche des Vorderhirns bei Menschen, Affen nud Raubtieren. Arch. f. Psychiatrie. Bd. VII. 1877.
44. Pantsch, A.: Beitrag z. Morphologie des Grosshirns der Säugetiere. Morphol. Jahrb., Bd. V.

Tafelerklärung.

Allgemeine Bezeichnungen.

ca. = olfactoriales } Bündel der Commissura anterior.
ca' = basales }

ce. = externa } Capsula.
cl. = lateralis }

tbs. = Tractus cruciatus olfactorii.
b. of. = Bulbus olfactorius.
f. oc. s. = Funiculus cortico olfactorius superius.
f. oc. i. = Funiculus cortico olfactorius inferius.
rs. = Fasciculus areae-septalis (Riechbündel).
t. bip. = Tractus lobi olfactorii.
gao. = Ganglion areae olfactoriae (Tuberculum olfactorium).
spt. = Septum pellucidum.

str. = Striatum (Nucleus caudatus).
ghy. = Ganglion hypothalamicum.
gm. = Ganglion mammillare.
g. ip. = Ganglion interpedunculare.
bvhb. = basales Vorderhirnbündel.
c. = dessen innerer Abschnitt mit seiner Kreuzung der
c' = Commissura postoplica.
ga. = Gyrus ammonis.
fd. = Fascia dentata.
fcd. = Funiculus fasciae dentatae.
al. = Alveolarfaserung.
ps. = Psalterium.
Fi. = Fimbria.
cr. = Corona radiata.
cc. = Corpus callosum s. pallialer Balken.
cf. = Corpus fornicis.
bk. = Balkenknie (Splenium).
cm. = cingulares Fasersystem.
szi. sze. = Stratum zonale externe et interne.
stl. = Stirnlappen.
qf. = Querfurche zwischen diesen und dem hinteren Pallium (sl).
ol. = Occipitallappen.
lk. = Linsenkern.
pb. = Pyramidenbahn.
cla. = Claustrum.
f. st. = Funiculus striati (s. Stria terminalis).
zi. = Zona intermedia thalami.
nlt. = Nucleus lateralis thalami.
f. th. l. = Funiculus thalamo-corticalis.
op. = Operculum.
Fs. = Fissura Sylvii.
s. = Sulcus interfrontalis.
s' = Fissura genualis externa.
s^5 = Fissura antesylvia.
s^6 = Fissura postsylvia.

Tafel V.

Vespertilio murinus.

Schnitte Weigertscher Präparate von derselben horizontalen, doch etwas frontalwärts nach unten geneigter Schnittserie über die rechte Grosshirnhemisphäre (s. die Schnittrichtung auf Textfig. 1, C).

Fig. 1. Dorsaler Schnitt ober dem Striatum. Vergr. $^2/_2$ Reichert.
Fig. 2. Etwas tiefer bereits das Striatum treffend. Vergr. dieselbe.
Fig. 3. Noch tiefer, die ganze Ammonsfalte seiner Länge nach dorsalst treffend. Vergr. dieselbe.

Fig. 4. Dieser Schnitt liegt viel tiefer wie der vorige und geht durch das Balkenknie. Vergr. dieselbe.

Fig. 5. Einige Schnitte tiefer, das Septum pellucidum treffend. Vergr. dieselbe.

Fig. 6. Stück eines Querschnittes durch den kaudalen Teil der Ammonsfalte, etwas tiefer als der obige Schnitt. Vergr. $^4/_2$ Reichert.

Fig. 7. Schnitt durch das Septum pellucidum vom vorigen Präparat. Vergr. dieselbe.

Tafel VI.

Vespertilio murinus, Fortsetzung derselben Serie.

Fig. 8. Viel tiefer als der Schnitt auf Fig. 7, doch noch das Septum pellucidum treffend. Die Fimbria violett, der Funiculus thalamo-prosencephalicus (f″) rot, ebenso der Funiculus striati s. Stria terminalis. Vergr. $^2/_2$ Reichert.

Fig. 9. Dieser Schnitt ist durch die dorsale Hälfte der Commissura anterior geführt. Vergr. dieselbe.

Fig. 10. Schnitt folgt auf den auf der vorigen Figur und ist durch die untere Hälfte der Commissura anterior geführt. Fimbria, sowie die vor der Columna fornicis (cf) sich in das Basalhirn versenkenden Psalteriumfasern, wie vorher violett, der Funiculus striati rot. Vergr. dieselbe.

Fig. 11. Ist unterhalb der Commissura anterior geführt, die Ganglia areae olfactoriae ant. (gao) treffend. Vergr. dieselbe.

Fig. 12. Dieses Stück ist von einem Horizontalschnitte, der zwei Schnitte tiefer wie jener auf Fig. 10 liegt, also auch höher als Fig. 13. Vergr. $^4/_2$ Reichert.

Fig. 13. Gleichfalls bloss ein Stück aus einem Horizontalschnitt, deren Schnittrichtung durch die Ganglia hypothalamica lateralia (ghy′) führt und der ober jenem auf Fig. 10 gelegen ist. Vergr. dieselbe.

Tafel VII.

Alle Schnitte, mit Ausnahme von Fig. 14 B, rühren von derselben Sagittalserie über das Grosshirn von Erinaceus europaeus her.

Fig. 14. Medianer Sagittalschnitt entlang des Balkens A von Erinaceus, B von Vespertilio murinus. Vergr. $^2/_2$ Reichert.

Fig. 15. Dieser Schnitt liegt lateralwärts von dem vorigen, das ammonale Cingulum cm treffend. Vergr. dieselbe.

Fig. 16. Liegt mehrere Schnitte weiter lateralwärts von dem vorigen.

Fig. 17. Ein Stück von einem Schnitte, der bald auf der der vorhergehenden Figur folgt. Vergr. $^4/_2$ Reichert.

Fig. 18. Aus einem Schnitt weiter von dem auf der vorigen Figur. fst. = Funiculus striati. Vergr. dieselbe.

Fig. 19. Ein Stück aus einem Schnitte, das weiter lateralwärts von dem der vorhergehenden Figur liegt und den Bulbus olfactorius (bof) getroffen hat. Vergr. dieselbe.

Tafel VIII.

Fig. 20. Dieser sagittale Schnitt gehört noch zu der Serie auf Tafel III von Erinaceus. Der Schnitt führt lateralst seitwärts vom Bulbus olfactorius. Vergr. 2/2 Reichert.

Fig. 21. In gleicher Sagittalebene geführter Schnitt durch das Grosshirn von Vespertilio murinus. Vergr. dieselbe.

Fig. 22. Echidna. Zwei Horizontalschnitte durch das Grosshirn übereinander gezeichnet. Es führt der untere Schnitt durch die Commissura anterior, wobei der Tractus cruciatus olfactorii schwarz; der Pallialanteil der Comm. ant., sowie die Corona radiata blau und die ammonale Commissura superior rot eingetragen sind.

Fig. 23. Putorius putorius. Horinzontalschnitt durch die rechte Grosshirnhemisphäre. Starke Lupenvergrösserung.

Fig. 24. Putorius putorius. Ebenso, doch tiefer ventralwärts. Vergr. ebenso.

Fig. 25. Putorios putorius. Ebenso, doch über den Pallialbalken cc. Vergr. ebenso.

Aus dem Zoologischen Institut München.

Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden.

Von **Alexander Jssakówitsch.**

Mit 12 Tabellen.

Einleitung.

In den berühmten Beiträgen zur Naturgeschichte der Daphnoiden begründete A. Weismann (1) die Lehre von der cyklischen Fortpflanzung dieser Tiere. Er glaubte nachgewiesen zu haben, dass die Veränderung der äusseren Lebensbedingungen keinen modifizierenden Einfluss auf die Fortpflanzungsart der Daphnoiden ausüben könne. Unter cyklischer Fortpflanzung verstand Weismann eine Art Heterogonie — es werde die parthenogenetische Fortpflanzung (durch Sommereier) nach einer bestimmten Zahl parthenogenetischer Generationen von der geschlechtlichen Fortpflanzung (durch Dauereier) abgelöst. Die Zahl der zwischen zwei Geschlechtsperioden gelegenen parthenogenetischen Generationen sei eine für jede Art eigentümliche — sie sei um so kleiner, je häufiger die Kolonien der betreffenden Art von Vernichtungsperioden heimgesucht werden, um so grösser, je seltener Vernichtungsperioden eintreten. Solche Arten, welchen regelmässig nur einmal im Jahre die Existenzbedingungen (durch die Winterkälte) entzogen werden, haben den längsten Cyklus; Arten, welche sehr häufig der Vernichtung (durch Austrocknen, Kälte etc.) ausgesetzt sind, haben einen sehr kurzen Cyklus. Im ersten Fall kann sich nur ein Cyklus im Jahr abspielen, im letzteren deren zwei oder mehrere. Daher unterscheidet Weismann mono- und polycyklische Arten. Diese Verschiedenheiten in der Form der Fortpflanzung, in der Aufeinanderfolge der Generationen, sind also im Anschluss an die äussern Existenzbedingungen, im Kampf ums Dasein, entstanden, jedoch allmählich zu festen Einrichtungen geworden, die unabhängig von den äussern Lebensbedingungen sind.

Diese Lehre A. Weismanns bedeutete für viele Zoologen die endgültige Lösung der Fortpflanzungsfrage bei den Daphnoiden. Wie konnte es auch anders sein? Brachten doch alle Anhänger

der Ansicht, dass das Abwechseln der Perioden der parthenogenetischen und geschlechtlichen Fortpflanzung durch äussere Lebensbedingung bewirkt wird, viel mehr theoretischer Erwägungen als exakte Beobachtungen. Weismann würdigte die betreffenden Arbeiten von Herbert Spencer, Kurz (2) und Schmankewitsch (3) eingehender Besprechung und wies die Unzulänglichkeit ihrer Beweisführung mit Deutlichkeit nach.

Auf andern Gebieten zeitigte dagegen der Gedanke, dass die äussern Existenzbedingungen geschlechtsbestimmend wirken, wichtige Resultate.

An kryptogamen Pflanzen wurden Beobachtungen gewonnen, die von hohem Interesse sind. Ich will sie nur in Kürze erwähnen, da sie ausführlich in den Arbeiten von Oskar Schultze (6) („Zur Frage von den geschlechtsbestimmenden Ursachen"), Cuénot (7) (Sur la determination du sexe chez les animaux), Lenhossék (20) (Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen) etc. besprochen werden.

K. Prantl zeigte, dass die Prothallien von Osmunda regalis und Ceratopteris thalictroides auf stickstofffreier Nährlösung kultiviert nur männliche Geschlechtsprodukte entwickelten; die Bildung weiblicher Geschlechtsprodukte trat aber sofort nach Zusatz von Ammoniak zur Nährlösung auf. Auch dichte Aussaat, die einer schlechteren Ernährung der entstehenden Pflanzen entspricht, veranlasst bei Osmunda das Überwiegen der die männlichen Geschlechtsprodukte entwickelnden Vorkeime.

C. Klebs stellte fest, dass durch ungenügenden Lichtzutritt bei Farnprothallien das weibliche Organ mit Sicherheit unterdrückt werden kann — sodass aus zwittrigen Pflanzen rein männliche werden. Dasselbe Resultat erzielte er an der Alge Vaucheria repens durch Aufzucht in verdünnter Luft.

Buchtien fand, dass bei dichter Aussaat der Sporen von Equisetum die männlichen Prothallien in stark überwiegender Mehrzahl auftraten; bei dünner Aussaat die weiblichen dagegen die gleiche Zahl mit den männlichen aufwiesen.

Auf Sand oder Wasser ausgesäte Sporen entwickelten sich entweder garnicht oder nur zu männlichen Prothallien.

Equisetum pratense erzeugte auf gutem Nährboden weibliche Geschlechtsprodukte, auf magern Sand verpflanzt — nur noch männliche.

Auch unter den Phanerogamen kennen wir ein Beispiel, an dem die geschlechtsbestimmende Wirkung äusserer Existenzbedingungen sehr deutlich vor Augen geführt werden kann, — die monocotyle Maispflanze. K. Müller und Cugini haben beobachtet, dass bei Dichtsaat die kolbenartigen weiblichen Blütenstände unentwickelt bleiben; pflanzt man aber Maiskörner an sonnigen Plätzen einzeln und sorgt für reichliche Ernährung, so entwickeln sich die weiblichen Blütenstände sehr schön.

Für niedere Tiere glaubten Nussbaum (8) und Maupas ganz unzweideutige Resultate erzielt zu haben. Nussbaum kam zum Ergebnis, dass bei dem Hermaphroditen Süsswasserpolypen Hydra die Ernährung geschlechtsbestimmend wirke, indem bei reichlichem Futter rein weibliche, bei ärmlichem Futter rein männliche Individuen entstehen. Er beobachtete, dass entsprechend dem Grade der Ernährung derselbe Polyp Eier oder Hoden erzeugte.

Diesen Resultaten schliessen sich die an Hydatina senta (Rädertier) von Maupas (10, 11, 12) und Nussbaum (9) erzielten aufs engste an.

Maupas fand, dass in Wärmekulturen 85—95% der Weibchen Eier legten, die sich zu Männchen entwickelten, während in Kältekulturen die grosse Mehrzahl der Weibchen (76—88%) Eier legte, aus denen sich weibliche Tiere entwickelten. Er schrieb daher der Temperatur einen geschlechtsbestimmenden Einfluss zu.

Nussbaum, der die Untersuchungen Maupas wiederholte und seine Angaben prüfte, fand, dass es sich dabei nicht um die Einwirkung der Temperatur, sondern um die Einwirkung der Ernährung handelte. Er zeigte, dass, „wenn bei hoher Temperatur nur wenige Weibchen in den kleinen Aquarien gezüchtet werden, nie Männchen auftreten; dass aber, sobald infolge der hohen Temperatur die Zahl der Weibchen sich schnell vermehrt — Hunger eintritt und mit ihm die Männchen erscheinen".

Lenssen hat die Nussbaumschen Resultate bestätigt.

Alle diese an Pflanzen und Tieren gewonnenen Tatsachen sind geeignet die Lehre Weismanns von der cyklischen Fortpflanzung der Daphnoiden etwas zweifelhaft erscheinen zu lassen. Die in den Jahren 1892 und 1895 erschienenen Arbeiten von de Kerhervé (4, 5) „De l'apparition provoquée des ephippies chez les Daphnies" und „De l'apparition provoquée des males chez les Daphnies" brachten einige Beobachtungen über die Einwirkung

verschiedener Ernährung auf die Fortpflanzungsweise der Daphnia magna. De Kerhervé fand, dass durch reichliche Ernährung die parthenogenetische Fortpflanzung der Daphnia magna unendlich lang hinausgezogen werden kann, während durch mangelhafte Ernährung man das Auftreten von Ephippien und Männchen herbeizuführen imstande sei. Doch kann man sich beim Durchlesen der genannten zwei Arbeiten des Eindruckes nicht erwehren, dass die Beobachtungen sehr flüchtig und ohne die nötige Sorgfalt und Genauigkeit gemacht wurden. Die angeführten Versuche lassen vieles an Deutlichkeit zu wünschen übrig und sind beinahe ausschliesslich an grossen Massen von Tieren ausgeführt worden, wobei die Sterblichkeit und die Regulierung der Ernährung kaum genau kontrolliert werden konnten. Immerhin trugen auch diese Untersuchungen bei, die Ansichten Weismanns noch zweifelhafter erscheinen zu lassen.

Die von mir auf Anregung von Herrn Professor R. Hertwig im Sommersemester 1904 begonnenen Untersuchungen hatten nun das Ziel, durch möglichst genaue Kulturführung einerseits tiefer in die Frage nach den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei den Daphnien einzudringen, andererseits die Ansichten Weismanns über die cyklische Fortpflanzung zu prüfen. Es galt die Lebensbedingungen der Tiere auf verschiedene Weise zu verändern und die Resultate untereinander zu vergleichen. Die Versuche stellte ich an isolierten einzelnen Tieren an, die ich auch von ihrer Nachkommenschaft trennte; dieses Vorgehen erhöht die Schwierigkeit der Kulturführung, hat aber den grossen Vorteil für sich, dass es ein vollkommeneres Überwachen und möglichste Würdigung aller Vorgänge an jedem einzelnen Individuum gestattet. Im folgenden will ich nun über die Ergebnisse, welche ich

1. durch das Studium der Temperatureinwirkungen bei gleichen Ernährungsbedingungen und
2. durch das Beobachten der Einwirkung verschiedentlicher Ernährungsbedingungen bei gleicher Temperatur erzielt habe, berichten.

Experimenteller Teil.

Für meine Versuche dienten mir Simocephalus vetulus O. F. Müller und Daphnia magna Straus; zuerst werde ich die am ersten Tier erzielten Resultate besprechen, worauf die auf den ersten Blick sonderbaren Erscheinungen, welche ich bei

den Kulturen von Daphnia magna kennen lernte, leichter verständlich sein werden. Simocephalus vetulus fand ich in den ersten Tagen des Februars 1905 in grosser Anzahl in einem die Zeit vorher täglich kontrollierten Zuchtglas des Instituts. Die Tiere waren in dem Gefäss, das Schlamm enthielt, neu aufgetreten, somit aus den Dauereiern hervorgegangen. Mit diesen Tieren stellte ich nun Versuche an, die mir über die Wirkung der Temperatur und Ernährung klare Auskunft gaben.

Wirkung der Temperatur.

Die Kulturen führte ich bei drei verschiedenen Temperaturen:

a) Wärmekultur	b) Zimmerkultur	c) Kältekultur
24° C.	16° C.	8° C.

a) Wärmekulturen.

In einem 1 m langen, ½ m breiten und 20 cm hohen mit Wasser gefüllten Zinkgefäss wurde ein Drahtnetz angebracht, in dessen Maschen ich zahlreiche 200 ccm fassende Bechergläser so einhängte, dass sie nur mit dem obern Rand über Wasser waren. Das Wasser im Zinkgefäss wurde durch Gasflammen von unten erwärmt und die Temperatur durch einen Quecksilbertermoregulator auf 24° C fixiert. In zwei Gläser wurde je eine Handvoll Schlamm und pflanzlichen Detritus gebracht, mit Wasser bis zu ¾ der Höhe des Glases übergossen und ein kleiner Zweig von frischer Elodea densa hineingeworfen. In beide Gläser wurde je ein parthenogenetisches Simocephalus Weibchen hineingegeben. Die von diesen Weibchen abstammenden Jungen wurden sofort in neuen ebenso hergerichteten Gläsern vom Muttertier isoliert. Ihre Nachkommenschaft wiederum getrennt erzogen usw. Die von dem einen Muttertier abstammende Zucht will ich mit „Wärmekultur A“, die vom andern Muttertier ihren Ursprung nehmende mit „Wärmekultur B“ bezeichnen.

Wärmekultur A

ergab vom 6. Februar bis zum 15. April sechs parthenogenetische Generationen mit 75 Würfen — ungefähr 500 Individuen. Alle Tiere waren parthenogenetische Weibchen! Die Kultur ist am 27. Mai ausgestorben. Die Zahl der Individuen hatte sich seit dem 15. April bis zum 27. Mai beinahe verdoppelt — doch waren es immer und immer wieder nur parthenogenetische Weibchen, die geboren wurden, kein einziges Männchen. Schliesslich hatte

15*

die Kultur einen Punkt erreicht, wo ihre Fortpflanzungsfähigkeit zu erschlaffen begann: Die Weibchen bildeten jetzt seltener Eier oder es waren letztere entwicklungsunfähig und zerfielen im Brutraum des Muttertieres. Nach längerer Unfruchtbarkeit starben die senilen Weibchen eines natürlichen Todes. Tabelle I gibt den Stammbaum dieser Kultur, wie er am 15. April aussah, wieder. Für alle Tabellen gelten die folgenden Zeichen:[1])

Weibchen	♀
Männchen	♂
Ein leeres Ephippium	(leeres Oval)
Ein 1 Dauerei enthaltendes Ephippium	(schraffiertes Oval)

Wie man aus der Tabelle ersehen kann, zog ich nach der vierten Generation nicht alle Würfe weiter. Es würde eine nicht zu bewältigende Menge von Kulturgläsern ergeben haben. Es gab auch so Tage, wo ich 60 bis 70 Gläser kontrollieren musste.

Wärmekultur B

lieferte vom 6. Februar bis zum 15. April auch sechs Generationen mit 85 Würfen — ebenfalls rund 500 Tiere. Die grosse Mehrzahl der Tiere waren parthenogenetische Weibchen, doch traten in geringer Zahl hie und da auch Männchen und Weibchen mit befruchtungsbedürftigen Dauereiern auf. Je länger die Tiere der Temperatur von 24° C ausgesetzt waren, desto deutlicher trat die Tendenz zutage zur reinen Parthenogenesis überzugehen — in 80 % der beobachteten Fälle ist dieser Übergang tatsächlich konstatiert worden und ich glaube die Überzeugung aussprechen zu dürfen, dass bei einer noch längeren Fortführung der Kultur man diesen Übergang in jedem einzelnen Falle würde haben nachweisen können. Am 30. Mai habe ich diese Kultur, da sie nichts neues mehr zu bieten vermochte, abgeschlossen.

Tabelle II soll das Bild der Kultur, wie es am 15. April aussah, vor Augen führen. Der grösseren Übersichtlichkeit wegen löste ich die Tabelle II in drei Teile auf.

[1]) Die Zeichen bedeuten jedes nicht ein einzelnes Tier, sondern einen ganzen Wurf. Gemischte Würfe werden mit Rücksicht auf das Verhältnis in dem die Geschlechter darin vertreten sind, wie folgt bezeichnet:

♀ = ♂ (ebensoviel Männchen wie Weibchen)
♀ > ♂ (mehr Weibchen als Männchen)
♂ > ♀ (mehr Männchen als Weibchen).

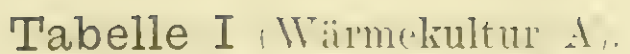


Tabelle I (Wärmekultur A).

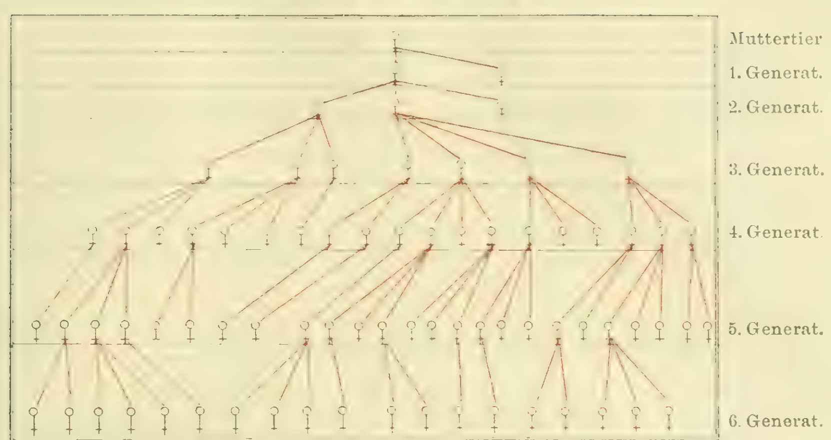


Tabelle IIa (Wärmekultur B).

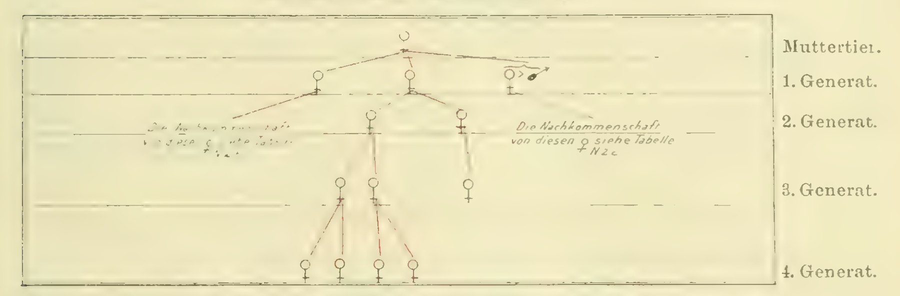


Tabelle IIb (Wärmekultur B).

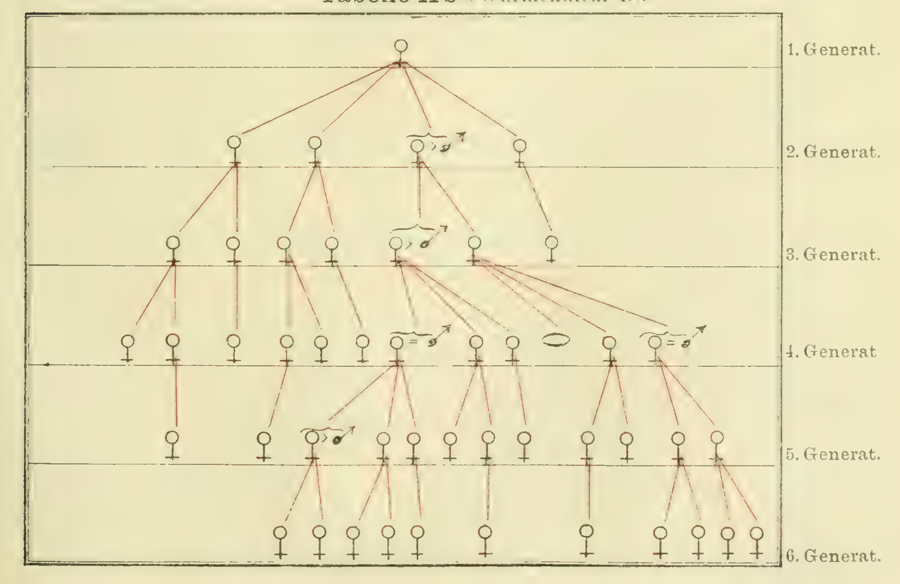
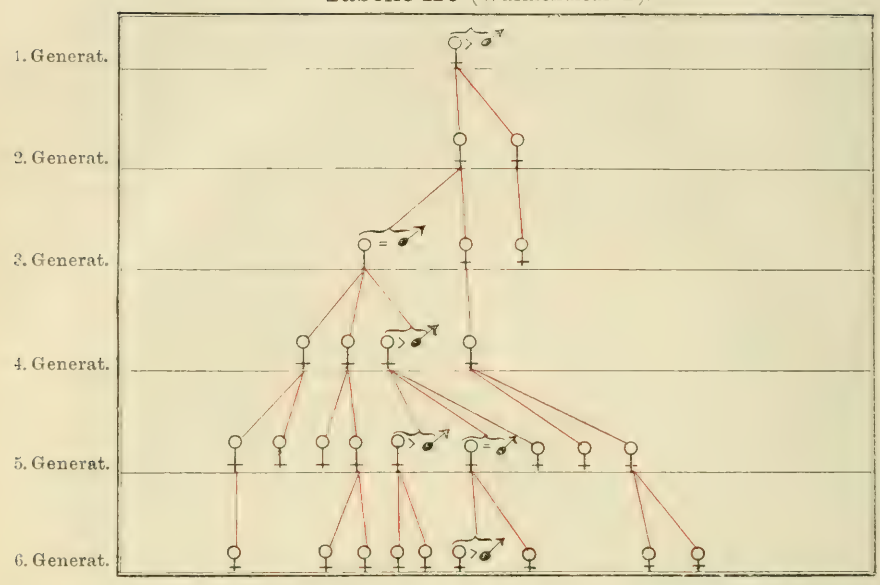


Tabelle IIc (Wärmekultur B).



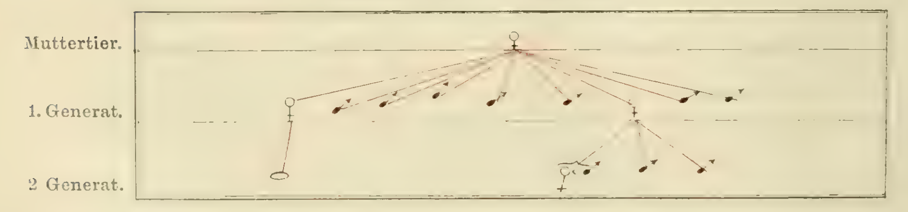
b. Zimmerkulturen.

Bei 16° C. führte ich zwei Kulturen, deren jede von je einem parthenogenetischen Weibchen ihren Ursprung nahm.

Die erste (Zimmerkultur A) ergab vom 6. Februar bis zum 15. April zwei Generationen mit 13 Würfen, etwa 100 Tiere.

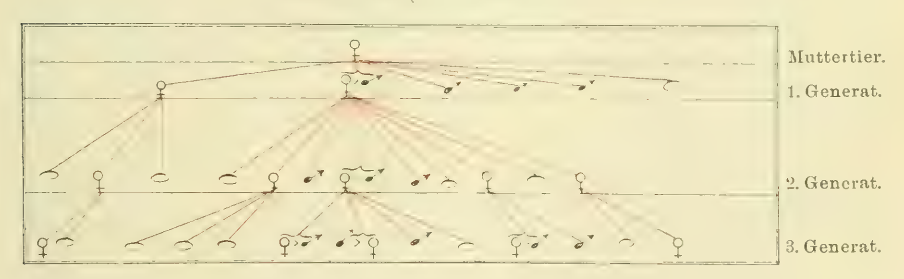
Der erste Wurf des Ausgangsweibchens bestand aus Weibchen, worauf fünfmal nur Männchen geboren wurden. Im siebenten Wurf wurden parthenogenetische Weibchen abgesetzt. Darauf folgten wieder zwei Würfe nur männlicher Tiere. Die sechs Weibchen des ersten Wurfes bildeten Dauereier und Ephippien, die im siebenten Wurf abgesetzten parthenogenetischen Weibchen gebaren im ersten Wurf mehr Männchen als Weibchen, im zweiten und dritten Wurf nur Männchen. Die Kultur ist aus Mangel an Weibchen ausgestorben.

Tabelle III (Zimmerkultur A).



Die Zimmerkultur B lieferte vom 6. Februar bis zum 15. April drei Generationen mit 31 Würfen etwa 250 Tiere. Sie verhielten sich dem Geschlecht nach ähnlich wie in der eben beschriebenen Kultur — doch war zwischen die rein weiblichen und rein männlichen Würfe ein gemischter Wurf vermittelnd eingeschaltet. Zum Schluss bildete das Muttertier ein Dauerei. Die Weibchen der zwei ersten Würfe der ersten Generation bildeten, wie in der Zimmerkultur A, Dauereier und Ephippien, warfen aber ihre Ephippien, weil die Tiere von Männchen isoliert und unbefruchtet waren, in beiden Fällen leer ab. Der erste Wurf nach abgestreiftem leerem Ephippium bestand immer nur aus parthenogenetischen Weibchen, der zweite war entweder rein männlich (selten wenigstens zur Mehrzahl männlich), oder bestand wiederum aus einem Ephippium. Nach Abwurf des letzteren wiederholte sich der beschriebene Vorgang: der erste Wurf war rein weiblich, der zweite männlichen Charakters oder wieder ein Ephippium usw. Diese Kultur ist ebenfalls aus Mangel an Weibchen erloschen.

Tabelle IV (Zimmerkultur B).

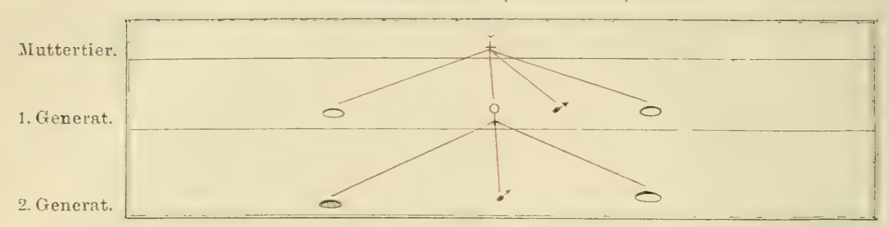


c. Kältekulturen.

Diese Kulturen waren immer kurz, daher wurden sie oft wiederholt; sie hatten eine noch stärkere Tendenz zur Bildung von Geschlechtstieren als die Zimmerkulturen. Es traten meist schon im ersten Wurf Männchen auf und bald starb aus Mangel an Weibchen die Kultur aus. Manchmal bildeten die Tiere, in die Kälte gebracht, sofort Ephippien. Nach Abwurf derselben bestand der erste Wurf, wenn das Tier vorher unbefruchtet war, aus Weibchen. War dagegen das Tier vorher befruchtet und das Dauerei im Ephippium abgeworfen, aus Männchen oder

wieder aus einem Ephippium. Es ist klar, dass diese Kulturen bald ausstarben. Als Beispiel einer Kältekultur möge Tabelle V dienen.

Tabelle V (Kältekultur).



Wenn wir nun die zitierten Resultate schon zusammenfassen wollten, so könnten wir den folgenden Satz aufstellen: „Die Temperatur ist eine geschlechtsbestimmende Ursache und zwar begünstigt die hohe Temperatur die Entwicklung der Eikeime zu parthenogenetischen Weibchen, die mittlere und niedere Temperatur die Entwicklung zu geschlechtlichen Tieren, mit von mittlerer zur niedrigen Temperatur steigender Kraft."

Die Resultate scheinen auch darauf hinzuweisen, dass die Ernährung vollkommen jedes Einflusses auf das Geschlecht der Daphniennachkommenschaft entbehrt. Nahrung wurde den Tieren in allen diesen Versuchen in gleich reichem Maße geboten und die Veränderungen im Geschlecht der Nachkommen verliefen parallel den Veränderungen der Temperatur. Um diesen zweiten Schluss auf seine Richtigkeit zu prüfen, erschien es angemessen, Versuche anzustellen, die speziell auf die Erforschung der Wirkung der Ernährung gerichtet wären. Dazu war es erforderlich, bei einer konstanten Temperatur die Tiere verschiedenen Ernährungsbedingungen auszusetzen.

Als konstante Temperatur wurde nun die hohe von 24° C. gewählt, da sie bei guter Ernährung die Parthenogenesis begünstigt und das Auftreten von Geschlechtstieren verhindert: wird ihr bei mangelhafter Ernährung dieselbe hohe Bedeutung zuzuschreiben sein?

Mit Rücksicht auf die grosse Schwierigkeit, eine allmähliche Abstufung in der Ernährung der Tiere zu erzielen (die Schwierigkeit ist in der Beschaffenheit des Nährstoffes — Detritus — gegeben), beschloss ich, mich auf Hungerversuche zu beschränken.

Ich brachte dazu die Tiere in reines filtriertes Wasser und liess sie längere Zeit (bis 8 Tage) in diesem ausharren. Zu diesen Versuchen wählte ich Weibchen, bei denen eben Eier in den Brutraum übergetreten waren; das tat ich, um später sicher zu sein, dass die nach diesen in den Brutraum gelangenden Eier ihre ganze Entwicklung bei mangelhafter Ernährung durchzumachen gezwungen waren. Ich berücksichtigte daher nur die Brut, welche sich aus diesen zweiten Eiern entwickelte; und diese Brut bestand immer aus Geschlechtstieren. Wenn nach acht Hungertagen das Muttertier dem Sterben nahe war, brachte ich es für drei bis vier Stunden in ein mit Futter versehenes Glas, worauf das Tier noch fünf bis sechs Tage im Hungerglas auszuharren und einen zweiten Satz Eier zur Entwicklung zu bringen imstande war, bevor es starb. Ungeachtet der hohen Temperatur waren die Jungen entweder Männchen oder Dauereier entwickelnde Weibchen. Das Muttertier brachte in zwei Fällen nach der ersten Hungergeburt ein Ephippium. Siehe Tabellen VI u. VII.

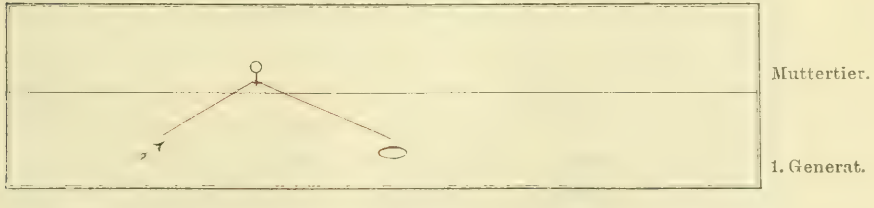
Tabelle VI (Hungerkultur).

Muttertier.

1. Generat.

2. Generat.

Tabelle VII (Hungerkultur).



Ehe ich nun aus den am Symocephalus vetulus gewonnenen Ergebnissen meine Schlussfolgerungen ziehe, will ich die interessanten Daphnia magna-Kulturen besprechen.

Im Sommersemester 1904 begann ich an dieser Spezies meine Untersuchungen, die bis zum Januar 1905 dauerten und

aller meiner Bemühungen, bestimmte Resultate zu erzielen, zu spotten schienen. Die Tiere holte ich aus dem Treibhaus einer Kunstgärtnerei; sie bewohnten dort ein Zementbassin, aus dem das Wasser zum Begiessen der Pflanzen geschöpft wird. Es sei mir gestattet, hier auf Einzelheiten einzugehen, da sie für die Ergebnisse der Kultur sich als von hoher Bedeutung erwiesen haben. Wie ich später vom Gärtner erfuhr, werden jeden Abend etwa 10 Eimer Leitungswasser in das Bassin eingelassen; das Wasser wird infolge der hohen Temperatur des Treibhauses über Nacht so warm, dass man am nächsten Morgen die Pflanzen damit begiessen kann. Da das Bassin etwa 30 Eimer fasst und immer eine Menge faulender Pflanzen und Erde enthält, so fanden die Tiere dort gute Existenzbedingungen und waren in überraschender Menge vorhanden.

Auf eben solche Weise, wie es für Symocephalus beschrieben wurde, setzte ich auch hier Kälte-, Zimmer- und Wärmekulturen an. Die in die Kälte oder in die Zimmertemperatur versetzten Tiere gingen meist, ohne sich fortzupflanzen, nach zwei, drei Tagen zu Grunde oder brachten eine spärliche Nachkommenschaft in die Welt, die bald zusammen mit dem Muttertiere einging. Und alle meine Bemühungen, die Tiere in diesen Temperaturbedingungen am Leben zu erhalten, blieben erfolglos: Ich änderte die Ernährung der Tiere (gab ihnen Diatomeen, faulendes Muschelfleisch, Paramaecien), durchlüftete die Gefässe, wechselte schliesslich täglich Wasser und Futter, nichts half.

Die Wärmekulturen gediehen besser, waren jedoch auch von kurzer Dauer, denn bald nach dem Ansetzen der Kulturen, öfters schon in der zweiten Generation trat hier eine Erscheinung ein, welche wir bei Simocephalus vetulus erst nach 4 Monaten andauernder Parthenogenesis (Wärmekultur A) beobachten konnten: Die Weibchen waren nicht mehr im Stande, sich parthenogenetisch weiter fortzupflanzen, sie bildeten immer seltener Eier und schliesslich konnten die gebildeten Eier sich nicht weiter entwickeln: sie zerfielen im Brutraum. Nachdem dieser Vorgang sich zwei- bis dreimal wiederholt hatte, starben die Tiere entweder ab oder bildeten Dauereier und Ephippien; letztere Erscheinung wurde dreimal registriert. In einem der drei Fälle zeigte das Ephippium eine etwas abnorme Gestalt. Tabelle VIII gibt eine der längsten Daphnia magna-Wärmekulturen wieder.

Da diese Kulturen den Simocephalus vetulus-Kulturen zeitlich vorausgingen, konnte ich mir lange Zeit über die sonderbaren Ergebnisse gar nicht klar werden. Erst im Zusammenhange

Tabelle VIII (Daphnia magna-Wärmekultur).

Muttertier.
1. Generat.
2. Generat.
3. Generat.
4. Generat.
Zerfall. Eier.
Zerfall. Eier
Zerfall. Eier.

mit den am letzten Tier erzielten Resultaten wurden sie mir verständlich. Daher wende ich mich nun der Besprechung der am Simocephalus vetulus gewonnenen Tatsachen zu.

Folgerungen.

Die Hungerkulturen haben gezeigt, dass ausser der Temperatur auch die Ernährung ein geschlechtsbestimmender Faktor sei. Derselbe gewinnt noch mehr an Bedeutung, wenn wir der folgenden Erscheinung unsere Aufmerksamkeit schenken. Nach dem Abstreifen eines leeren Ephippiums besteht die nächstfolgende Brut (auch bei 16 und 8° C.) immer nur aus parthenogenetischen Weibchen. Diese Regel kennt keine Ausnahmen, und wir hätten doch, wenn die niedrige Temperatur einen unmittelbaren Einfluss ausüben würde, Geschlechtstiere zu erwarten gehabt. Daraus folgt, dass die Ursache dieser Erscheinung im Innern des Tieres zu suchen sei. Die Vorgänge im Innern des Weibchens sind nun folgende: Das unbefruchtete Dauerei wird im Eierstock aufgelöst und resorbiert, was bedeutet, dass dem Eierstock des Tieres die Nahrung in grosser Menge zugeführt wird. Man hat daher Ursache, die darauffolgende Geburt weiblicher Tiere auf diese reiche Ernährung zurückzuführen. Nach Geburt dieser Tiere werden die vorherigen Beziehungen zwischen Temperatur und Ernährung wieder hergestellt und die nächste Geburt bringt

bei niedriger Temperatur (8 oder 16° C.) wieder Geschlechtstiere in die Welt. Will es nicht scheinen, dass in diesem Vorgange alles zu Gunsten der Ernährung als geschlechtsbestimmender Ursache spricht?

Es lässt sich nun noch eine schwerwiegende Tatsache für die Wichtigkeit der Ernährung in der uns interessierenden Frage anführen. Diese Tatsache war schon Weismann bekannt, wurde aber meiner Meinung von ihm falsch gedeutet. Ich spreche von der interessanten Tätigkeit des Eierstocksepithels während der Sommereibildung. Das Epithel der Röhre, die bei den Daphnoiden als Eierstock funktioniert, besteht bei einem erwachsenen Individuum, wenn das Lumen der Röhre von Eigruppen und Eizellen ausgefüllt ist, aus so flachen Zellen, dass es längere Zeit übersehen wurde. Bei den eben geborenen Weibchen sind diese Zellen dagegen so blasig aufgetrieben, dass die Röhre wie ein Strang blasiger Zellen erscheint. Wenn nun aus dem Keimlager junge Keimzellen vorzudringen anfangen, so drücken sie sich in die Masse der blasigen Epithelzellen ein, die unter dem Einfluss des Druckes die sie anfüllende Flüssigkeit an die Keimzellen abgeben und selbst auf ihre unscheinbare Normalgrösse zusammenschrumpfen. Das ist ein Ernährungsvorgang — die Epithelzellen funktionieren gewissermassen wie Zwischenhändler —, sie beziehen aus dem umgebenden Medium, in dem der Eierstock liegt, Nährmaterial, verbrauchen es aber nicht für sich, sondern übergeben es dem vorrückenden Ei zu seiner Entwicklung. Sind die Eier reif und aus dem Eierstock in den Brutraum übergetreten, so imbibieren sich die zusammengeschrumpften Epithelzellen von Neuem von aussen und füllen wieder das ganze Eierstockslumen aus, um abermals ihren Inhalt an die nachrückenden neuen Eigruppen abzugeben.

Bei der Wintereibildung existiert dieser Vorgang nicht. Die Epithelzellen bleiben dabei flach und untätig, das Winterei wächst und ernährt sich auf Kosten der anderen Eikeimgruppen, die sich im Eierstock befinden. Warum funktioniert hier der Epithelzellenapparat nicht?

Weismann suchte diese Frage zu beantworten, indem er annahm, dass die Tätigkeit dieser Epithelzellen nur für die Schnelligkeit der Eibildung von Bedeutung sei und schloss daraus, dass bei der Dauereibildung, wobei es auf Schnelligkeit nicht

ankomme, die Tätigkeit der Epithelzellen überflüssig wäre und daher eingestellt wird. Meiner Ansicht nach ist diese Erklärung Weismanns nicht richtig.

Ich denke, dass Weismann hier den kausalen Zusammenhang der Erscheinungen nicht richtig aufgefasst hat; ich glaube nicht, dass die Epithelzellen ihre Tätigkeit einstellen, wenn ein Dauerei sich bildet, sondern umgekehrt, dass das Dauerei entsteht, wenn die Epithelzellen ihre Tätigkeit eingestellt haben. Den Grund hierfür erblicke ich in den Ernährungsverhältnissen des Tieres; wenn der Organismus des Tieres reich an freien Nährstoffen und Reservestoffen ist, so werden diese leicht durch Vermittlung der Eierstockepithelzellen den Eiern zugeführt. Ist der Organismus dagegen schlecht ernährt, so können die Epithelzellen ihm keine Nährstoffe entziehen und das in Entwicklung begriffene Ei nimmt seine Zuflucht zur Auflösung und Resorption jüngerer Keimgruppen, was die Entstehung eines Dauereies zur Folge hat.

Wenn wir nun annehmen, dass bei niedriger Temperatur die assimilatorische Tätigkeit der Zelle herabgesetzt wird und in Betracht ziehen, dass der Stoffwechsel eines in Entwicklung begriffenen Eikeimes ein viel intensiverer ist als der aller anderen Zellen des Organismus, so müssen wir daraus schliessen, dass bei niedriger Temperatur die Ernährung des Eies eine sehr ungünstige ist, da das Tier dem Eierstock nicht genügend Nährstoffe zuführen kann. Wir müssen daher erwarten, dass dann ein Dauerei oder die wegen ihrer geringen Grösse und Kurzlebigkeit weniger Nährstoffe bedürfenden männlichen Tiere im nächsten Wurf abgesetzt werden. Dass es sich tatsächlich so verhält, konnten wir aus den besprochenen Temperaturkulturen ersehen.

Ich hoffe, schon durch diese Beweisführung die Anschauung gekräftigt zu haben, für welche auch die folgenden Parallelkulturen sprechen, nämlich, dass die Ernährung eine geschlechtsbestimmende Ursache ist und dass die Temperatur nur indirekt durch Rückwirkung auf die assimilatorische Tätigkeit der Zelle diese Bedeutung besitzt.

Die Parallelversuche, die ich als letzten Beweis für die Berechtigung dieser Anschauung anführen will, stellte ich in folgender Weise an: Ich entnahm aus der Wärmekultur A die gesamte Nachkommenschaft eines parthenogenetischen Weibchens

(dem schon mehrere parthenogenetische Generationen vorausgegangen waren), teilte die Jungen in zwei gleich grosse Partien, beliess die eine davon unter den alten Temperaturverhältnissen (24° C), während ich die andere der Kälte (8° C) aussetzte und verglich die Vorgänge in den beiden Hälften der Brut untereinander. Diese Versuche stellte ich sechsmal an und die Resultate waren in allen Fällen so übereinstimmend, dass ich die folgenden zwei Tabellen als Typus derselben erläutern kann.

Tabelle IX. Ausgangstiere: 2 Geschwisterweibchen der 4. Gen. (Wärmekultur A).

Tabelle X. Ausgangstiere: 10 Geschwisterweibchen der 6. Gen. (Wärmekultur A).

		Tabelle IX. 24°	Tabelle IX. 8°	Tabelle X. 24°	Tabelle X. 8°
Muttertiere		♀	♀	♀	♀
Nachkommen	1. Wurf	♀	♀	♀	⬭
	2. Wurf	♀	♂	♀	⬭
	3. Wurf	♀	♂	♀	
	4. Wurf		⬭		
	5. Wurf		⬭		

In der Tabelle IX sieht man den Charakter der Nachkommenschaft zweier Geschwisterweibchen (aus der 4. Generation der Wärmekultur A), nachdem sie getrennt und das eine bei der Temperatur von 24° C belassen, das andere der Temperatur von 8° C ausgesetzt wurde, in zwei Parallelreihen neben einander wiedergegeben. Vor dieser Trennung lebten beide gemeinschaftlich bei der Temperatur von 24° C und hatten dreimal parthenogenetische Weibchen geboren. Das bei der ursprünglichen Temperatur belassene Weibchen pflanzte sich in der parthenogenetischen Weise unverändert fort, bis es altersschwach wurde und starb. Das in die Kälte versetzte Tier brachte dagegen einmal Weibchen, darauf zweimal Männchen und schliesslich zwei Wintereier zur Welt. Die folgende Erwägung veranlasst mich, zu glauben, dass es sich hierbei um keine direkte Temperatureinwirkung handelt: den poikilothermen Daphniden muss sich die Temperatur der Umgebung sofort mitteilen; daher wäre es, gesetzt, dass die Temperatur geschlechtsbestimmend wirke, zu erwarten, dass schon im ersten Wurf die durch die neuen Temperaturverhältnisse bedingte Wirkung sich offenbaren wird. Doch sehen wir in diesem Falle, wie in den Zimmer- und Kälte-

kulturen (Tabellen III, IV, V), dass die Veränderung allmählich Platz greift, eine Erscheinung, die auf eine langsamer wirkende Ursache hindeutet. Eine solche erblicke ich in der Ernährung. Wenn dieselbe durch die Temperatur auch sofort herabgesetzt wird, so wird dadurch der während des Lebens bei hoher Temperatur aufgespeicherte Vorrat an Nährmaterial nicht vernichtet und kommt noch den nächsten sich ausbildenden Eiern zugute. Wenn der Vorrat erschöpft ist, tritt mangelhafte Ernährung in ihre Rechte, und es entstehen Geschlechtstiere. Man könnte mir nun vorwerfen, dass das in der Tabelle X wiedergegebene Resultat dem Gesagten widerspreche, indem in diesem Fall sofort nach Übertragung der Tiere in die niedrige Temperatur Dauereier gebildet wurden. Die für die Tabelle X verwerteten Ergebnisse wurden an 10 Geschwisterweibchen, die der 6. Generation der Wärmekultur A entstammen, gewonnen. Um dem Vorwurf vorzubeugen, muss ich, etwas vorausgreifend, darauf hinweisen, dass die an Daphnia magna-Kulturen gemachten Erfahrungen mich überzeugt haben, dass ausser den äusseren Existenzbedingungen auch der jeweilige Zustand des Eierstockes eine gewisse Rolle als determinierender Faktor spielt. Es hat sich nämlich dabei herausgestellt, dass, je länger die Tiere sich parthenogenetisch fortpflanzen, desto grösser in ihnen die Tendenz wird zur geschlechtlichen Fortpflanzung überzugehen, desto leichter kann man sie durch eine geeignete Massregel dazu veranlassen.

Diese Anschauung gewann ich erst, nachdem ich die Daphnia magna-Kulturen mit den Simocephalus vetulus-Kulturen vergleichen konnte.

In der Simocephalus Wärmekultur A haben wir beobachtet, dass nach vier Monate lang dauernder erzwungener parthenogenetischer Fortpflanzung die Tiere keine entwicklungsfähigen Eier mehr zu erzeugen imstande waren. Die Eier, wenn sie überhaupt in den Brutraum gelangten, zerfielen dort. Im Eierstock waren also durch die zu stark ausgezogene Parthenogenesis Missstände eingetreten. Als ich zu diesem Schluss gelangte, wurden mir die an Daphnia magna Wärmekulturen beobachteten Ereignisse auf einmal vollkommen verständlich. Die Tiere stammten ja aus dem Bassin eines Treibhauses, in dem das Wasser notwendigerweise eine hohe Temperatur besitzen musste.

Die Tiere waren also, als ich sie holte, schon an dem Punkte der parthenogenetischen Entwicklung angelangt, den meine Simocephalus vetulus Wärmekulturen erst nach vier Monaten erreichten. Wenn mein Schluss richtig ist, so müsste es im Bassin immer Tiere geben, die zerfallende Eier im Brutraum aufweisen. Ich holte mir nun von neuem Tiere aus diesem Bassin und tatsächlich fand ich, da ich darauf achtete, in dem Fang von 110 Tieren, wovon mehr als die Hälfte im Brutraum Embryonen und Sommereier aufwiesen, — sechs mit zerfallenden Eiern im Brutraum und drei Weibchen mit Ephippien. Von den Ephippien war nur eins befruchtet. Das Bassin enthielt also auch Männchen, aber in sehr geringer Zahl — unter meinen 110 Tieren war zufällig kein einziges zu finden.

Die Beobachtungen geben für folgende interessante Erwägungen Veranlassung. Es sei mir gestattet hier etwas weit auszuholen.

R. Hertwig (13, 14, 15, 16, 17, 18, 19) ist durch seine Versuche an Protozoen zu dem Ergebnis gekommen, dass „für die Zelle ein Normalmaß des Kerns gegeben sei: dass übermässiges Ansteigen der Kernmasse Funktionsunfähigkeit der Zelle verursache und daher bei Protozoen Reorganisationen der Zelle nötig mache, unter denen die wichtigste in der Befruchtung gegeben sei."

Der nun von Hertwig eingeführte Begriff der „Kernplasmarelation" besagt, „dass für jede Zelle ein bestimmtes Grössenverhältnis von Kernmasse zu Zellmasse gegeben sei, welches man durch den Quotienten $\frac{K}{P}$ (d. h. Kernmasse durch Protoplasmamasse dividiert) ausdrücken kann." Zu diesem Resultat führten u. A. die an Aktinosphärium Eichhorni gemachten Beobachtungen. R. Hertwig fand, dass bei andauernden Futterkulturen die Kerne allmählich an Grösse gewannen. Schliesslich kamen Tiere zustande, mit Riesenkernen, „deren Durchmesser bis zum zehnfachen des gewöhnlichen Kerndurchmessers betragen konnte, was auf den Inhalt umgerechnet eine Zunahme der Kermasse auf das Tausendfache bedeutet. Das Ende des Prozesses war immer dasselbe: Der oder die Riesenkerne wurden ausgestossen; das zurückbleibende Protoplasma enthielt dann keine Kerne mehr und starb nach ein bis zwei Tagen ebenfalls ab. Innerhalb 14 Tagen gingen in der geschilderten Weise nach Tausenden von Individuen zählende

Futterkulturen bis auf spärliche Reste zu Grunde." Die Ursache welche den zum Untergang der Aktinosphären führenden Riesenwuchs der Kerne veranlasst haben mochte, sieht Hertwig in, der überaus starken durch übermässige Ernährung und Vermehrung bedingten Funktion der Zellbestandteile, welche an den Kern als dem leitenden Faktor zuerst zum Ausdruck kommt. Er sagt weiter:

„Im vorliegenden Fall würde nach meiner Ansicht durch die übermässige, in der Natur in solcher Ausdauer wohl schwerlich vorkommende Fütterung und durch das Ausbleiben der Befruchtung eine Überanstrengung der Zelltätigkeit eingeleitet worden sein, welcher die regulatorischen Einrichtungen nicht mehr gewachsen waren, sodass schliesslich das riesige Wachstum der Kerne zustande kommen konnte."

Diese Vorgänge bezeichnet R. Hertwig mit den Worten „physiologische Degenerationen".

An meinen Daphnia magna und Simocephalus vetulus Wärmekulturen haben wir nun Beobachtungen gewonnen, die den an Aktinosphärium Futterkulturen erzielten, vollkommen parallel zu verlaufen scheinen. Man wird durch den Gang der Wärmekulturen zu der Auffassung gedrängt, dass, wie bei Aktinosphärium so auch hier „die übermässige in der Natur in solcher Ausdauer wohl schwerlich vorkommende Fütterung und das Ausbleiben der Befruchtung" zur physiologischen Degeneration der Eikeime führte. Die Eier wurden ja gegen Ende der Kulturen entwicklungsunfähig, zerfielen im Brutraum. Die Tatsache, dass hier und da Tiere mit physiologisch degenerierenden Eiern Dauereier ausbilden, muss infolge dieser Auffassung als ein Kernregnerationsvorgang verstanden werden, was um so leichter wird, als wir bei Cladoceren den bis jetzt rätselhaften Vorgang des Entstehens eines Eies aus einer grossen Menge Eikeimzellen vor uns haben. Wie bekannt zerfallen alle zur Bildung des Dauereies herangezogenen Eikeime ausser einem, dem eigentlichen Ei, allmählich zu einer Masse, in der die Kerne nicht mehr nachzuweisen sind; auf diese Weise entsteht ein grosses Dotterreiches Ei mit einem verhältnismässig kleinen Kern. Möglicherweise wird durch diese grosse Aneignung von Protoplasma die Kernplasmarelation des durch angestrengte Funktion in den Zustand physiologischer Degeneration gelangten Eikeimes zu einer für die Entwicklung gedeihlichen

zurückgeführt. Dadurch wird auch die gegenüber dem Subitanei auffallende Grösse des Dauereies verständlich; — durch das funktionelle Wachstum ist das K in $\frac{K}{P}$ grösser geworden — es muss also, um das alte Gleichgewicht in der Zelle wieder herzustellen, auch P eine entsprechende Vergrösserung erfahren. Um zu entscheiden, ob diese Folgerungen richtig sind, wäre es von grosser Wichtigkeit die Kernplasmarelation der Eikeime bei Tieren auf den verschiedensten Ernährungsstufen zu studieren. Würde es sich dabei herausstellen, dass das Verhältnis von Kern zu Plasma, was ich vermute, durch bestimmte andauernde äussere Wirkungen wirklich verändert wird, so muss das bis jetzt ausnahmslose Misslingen der Versuche bei höheren Tieren das Geschlecht zu beeinflussen, viel leichter verständlich werden: Die Kernplasmarelation der Eier wird bei hoch organisierten Tieren durch kompliziertere regulatorische Einrichtungen der Einwirkung äusserer Existenzbedingungen viel leichter Widerstand leisten können!

Für die Richtigkeit der Auffassung, dass die Dauereibildung ein Vorgang ist, der die durch lange parthenogenetische Entwicklung oder mangelhafte Ernährung gestörte Kernplasmarelation zu regulieren bestimmt ist, spricht noch die folgende an meinen Kulturen gewonnene Tatsache: Bei sinkender Temperatur oder Ernährung schliesst das Winterei die Reihe der Fortpflanzungsprodukte immer ab. (Das sahen wir an den Zimmer-, Kälte- und Hungerkulturen). Immer also, wenn durch einen langen und in derselben Richtung wirkenden Reiz die Eikeime in ihrer Ausbildung und Entwicklung stark behindert werden, tritt das Dauerei auf! Es will mir scheinen, dass wir es im Dauerei mit einer Einrichtung zu tun haben, welche im Anschluss an die Ausbildung der parthenogenetischen Fortpflanzungsweise entstanden ist, und die durch diese Fortpflanzungsart bedingte einseitige Veränderung der Kernplasmarelation zu regulieren bestimmt ist.

Wenn ich nun alles Gesagte zusammenfasse, so komme ich zu den folgenden Ergebnissen:

1. Die Ernährung und die Temperatur (letztere durch ihre Rückwirkung auf die Ernährung) sind ausschlaggebend für das Auftreten oder Verschwinden der Geschlechtstiere. Wenn die Ernährung des mütterlichen Organismus soweit gesunken ist, dass er nicht mehr imstande ist, dem Ei zu seiner Entwickung zum

Weibchen genügend Nährstoffe zu bieten — so entwickelt sich das anspruchslosere Männchen daraus. Sinkt die Ernährung des Muttertieres noch tiefer, ist es nicht mehr fähig das Ei wenigstens zum männlichen Tier zu entwickeln, so tritt eine grosse Anzahl primärer Eizellen zusammen, um auf Kosten der ganzen Menge ein einziges befruchtungsbedürftiges Winterei zu bilden.

2. Die Untersuchungen machen es wahrscheinlich, dass die geschlechtsbestimmende Wirkung der äusseren Existenzbedingungen in letzter Instanz auf die Beeinflussung der Kernplasmarelation der Eizelle zurückzuführen sein wird.

3. Aus dem Verlauf der Kulturen kann eine praktische Regel gezogen werden: Wenn man dauernd grosse Mengen von Daphniden besitzen will, so ist es ratsam zwei Kulturen nebeneinander zu führen — eine Hauptkultur bei 22° C und eine kleine Nebenkultur bei 8 bis 16° C. Die kleine Kultur bei der niedrigen Temperatur ist notwendig um die durch andauernde Parthenogenesis bald erschöpften Weibchen der Hauptkultur in gewissen Zwischenräumen teilweise durch kräftige, fortpflanzungsfähige aus der Nebenkultur ersetzen zu können. Durch die regelmässige Zufuhr kleiner Mengen fortpflanzungsfähiger Weibchen wird es möglich ununterbrochen grosse Mengen parthenogenetischer Tiere in der Hauptkultur zu züchten.

4. Eine cyklische Fortpflanzungsweise im Sinne Weismanns besitzen die Daphnoiden nicht.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Richard Hertwig für die mir zuteil gewordenen Anregung, Unterstützung und Entgegenkommen meinen innigsten Dank auszusprechen.

Herrn Assistenten Dr. Richard Goldschmidt bin ich für das meinem Studium entgegengebrachte Interesse aufs tiefste verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1. Weismann, A.: Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. 1) Über die Fortpflanzung der Daphnoiden. Zeitschrift f. Wiss. Zool., Bd. 33. 2) Die Eibildung bei den Daphnoiden. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 28. 3) Über die Wintereibildung bei Leptodora hyalina. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 27.

2. Kurz, W.: Über androgyne Missbildung bei Cladoceren. Sitzgsb. d. K. Akademie d. Wiss. Wien, Bd. 69, 1874.
3. Schmankewitsch: Über das Verhältnis der Artemia salina zur Artemia Mülhausenii u. dem Genus Branchipus. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 25.
4. Kerhervé, de: De l'apparition provoquée des ephippies chez les Daphnies. (Daphnia magna). Mém. soc. Z. France Tome, 5, 1892.
5. Derselbe: De l'apparition provoquée des males chez les Daphnies. Mém. soc. Z. France, Tome 8, 1895.
6. Schultze, O.: Zur Frage von den geschlechtsbestimmenden Ursachen. Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsgesch., Bd. 63, 1903.
7. Cuénot, L.: Sur la détérmination du sexe chez les animaux. Bulletin Scientifique France et Belgique, Bd. 32, 1899.
8. Nussbaum, M.: Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Sitzgsb. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde Bonn, 27. Febr. 1892.
9. Derselbe: Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 49.
10. Maupas: Sur la multiplication et la fécondation de l'Hydatina senta. Compt. rendus T. III 61, 1890.
11. Derselbe: Sur la fécondation de l'Hydatina senta. Compt. rendus T. III, 1890, p. 310.
12. Derselbe: Sur le determinisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. Compt. rendus T. 113, 1891.
13. Hertwig, R.: Was veranlasst die Befruchtung bei Protozoen? Sitzgsb. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, 1899, 1. Heft.
14. Derselbe: Über physiologische Degneration bei Protozoen. Sitzgsb. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, 1900, 1. Heft.
15. Derselbe: Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzgsb. d. Kgl. Bayr. Akad. d. Wiss., Bd. 32 1902, Heft 1.
16. Derselbe: Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitzgsb. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Sitzungen vom 1. Nov. 1902 und 19. Mai 1903.
17. Derselbe: Über Korrelationen von Zell- u. Kerngrösse u. ihre Bedeutung für die geschlechtlichen Differenzieurng und die Teilung der Zelle. Biolog. Centralbl., Bd. 23, No. 2.
18. Derselbe: Über physiologische Degeneration bei Aktinosphaerium Eichhorni. Festschr. f. Ernst Heckel.
19. Derselbe: Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. deutsch. Zool. Ges. i. Breslau, 1905.
20. Lenhossék, M. v.: Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.
21. Korschelt u. Heider: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. P. 368 bis 396 u. P. 689 bis 692.
22. Jssakówitsch, Al.: Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. (Vorläufige Mitteilung.) Biol. Centralbl., Bd. XXV, 1905, p. 529.

Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen.

Von

M. v. Lenhossék in Budapest.

Hierzu Tafel IX und X.

Das Kapitel „Spinalganglienzelle“ ist, trotz der vielen einschlägigen Arbeiten, noch immer nicht erschöpft. Noch immer lassen sich an diesen Zellen, besonders mit neuen Methoden, neue Einzelheiten ermitteln. Eine solche neue Methode, die uns in mancher Hinsicht neue Aufklärungen über diese Zellen gibt, ist die Cajalsche Fibrillenfärbung, namentlich in jener von Cajal selbst angegebenen Modifikation, bei der die Objekte vor der Silberbehandlung mit einem Ammoniakalkoholgemisch behandelt werden. Ich habe diese Methode, die man, zum Unterschied von der eigentlichen Fibrillenmethode, als Cajalsche Achsenzylinderfärbung bezeichnen kann, in letzter Zeit an den Spinalganglien des Menschen und einiger anderer Säuger ausgiebig angewendet und habe mit ihr Anschauungen gewonnen, die mir vielfach neu waren und in denen, wie ich glaube, einiges enthalten ist, was der Mitteilung wert ist. Der erste, der die neue Silbermethode für das Studium der Spinalganglien verwertet hat, ist Cajal selbst[1]).

Methode. Als Hauptuntersuchungsobjekt dienten die Spinalganglien des erwachsenen Menschen; daneben wurden noch untersucht die Spinalganglien des Neugeborenen, der Katze, des Hundes, des Pferdes und des Rindes.

Obwohl die Cajalsche Methode nicht nur von ihrem Urheber ausführlich mitgeteilt, sondern auch schon von anderer Seite verschiedentlich referiert ist, scheint es mir nicht überflüssig, sie, speziell in ihrer Anwendung auf die Spinalganglien, hier kurz zu beschreiben. Sie verdient in der Tat das allgemeinste Interesse, da sie u. a. eine der vollkommensten Achsenzylinderfärbungen ist, die wir besitzen.

[1]) S. R. Cajal, Tipos celulares de los ganglios sensitivos del hombre y mamíferos. Revista de la Real Acad. de Ciencias de Madrid. Tomo II, 1905.

Kleinere Spinalganglien können im ganzen behandelt werden, bei grösseren ist es zweckmässig, das Ganglion der Länge nach entzwei zu schneiden.

Die Stücke kommen zunächst auf 24 Stunden in folgende Mischung:

Alkohol 96 %	100
Ammoniak	0,5

Nach 24 Stunden werden sie flüchtig in destilliertem Wasser abgewaschen und in eine 2 %ige Silberlösung gebracht.

Man stellt die Schälchen in den auf 35° C erwärmten Paraffinofen. Einwirkungsdauer: drei Tage. Nach Ablauf dieser Zeit nimmt man die Schälchen aus dem Paraffinofen, wäscht die Stückchen in destilliertem Wasser ab und überträgt sie, nunmehr bei Tageslicht und Zimmertemperatur, zur Reduktion auf 24 Stunden in folgende Mischung:

Acidum pyrogallicum	1,5
Aqu. dest.	100
Formalin	5

Hierauf Entwässerung, Einbettung in Paraffin, Mikrotomschnitte von nicht allzugrosser Dünne, die mit Eiweiss auf den Objektträger aufgeklebt werden.

Unentbehrlich ist nach meinen Erfahrungen das Vergolden der Präparate. Zu diesem Zwecke behandelt man die mit den Präparaten belegten Objektträger mit Xylol, Alkohol und destilliertem Wasser und bringt sie dann in eine Goldlösung, die in der Weise hergestellt wird, dass man zu 150 ccm destilliertem Wasser 4 ccm von der gewöhnlich vorrätigen 1 %igen Goldchloridlösung zusetzt. Darin bleiben sie nun verschieden lange Zeit, 10 Minuten bis eine Stunde, so lange nämlich, bis der gewünschte Erfolg eingetreten, d. h. das Silber ganz in Gold übergeführt ist. Dies erkennt man mit freiem Auge daran, dass die braune Farbe der Schnitte einer blass stahlgrauen gewichen ist. Noch sicherer aber lässt sich der Erfolg mikroskopisch nachweisen: der richtige Zeitpunkt zur Beendigung der Goldbehandlung wird eingetreten sein, wenn die Zellenfortsätze und Nervenfasern des Ganglions intensiv dunkel erscheinen und die Zellkörper nirgends mehr die von der Silberbehandlung herrührende braune oder gelbe Färbung erkennen lassen. Hierauf bringt man die Präparate für einige Minuten in eine 5 %ige

Lösung von Fixiernatron und wäscht sie dann gründlich in fliessendem Wasser aus.

Damit ist aber das Verfahren noch immer nicht beendigt, es folgt nun noch etwas wichtiges, nämlich das Nachfärben der Schnitte. Hierzu wählt man am besten wegen des Kontrastes Karmin; ich habe mit bestem Erfolge das Mayersche Karmalaun angewendet. Die vergoldeten Schnitte nehmen den Farbstoff geradezu gierig auf, so dass schon nach 5, längstens 10 Minuten eine sehr schöne Färbung der Zellkerne erreicht ist. Die auf diese Weise behandelten Schnitte übertreffen die nichtnachgefärbten beträchtlich an Schönheit. Nur an diesen lassen sich die „Mantelzellen“ die die Spinalganglienzellen umgeben, in allen ihren Verhältnissen schön beobachten und lässt sich ihr Verhalten zu den Zellfortsätzen und anderweitigen Faserbildungen gründlich untersuchen.

Die Cajalschen Silberbilder stehen in Betreff der Spinalganglien den Methylenblaubildern, die Dogiel, Cajal und andere in ihren Abhandlungen geben, in vielen Beziehungen beträchtlich nach, hauptsächlich aus dem Grunde, weil hier das Objekt in verhältnismässig dünne Schnitte zerlegt werden muss, wodurch die Faserknäuel usw. in dünne Fragmente zersplittert werden. Die Bilder sind also bei weitem nicht so übersichtlich wie die Methylenblaubilder, lassen aber dafür in manchen Beziehungen ein eindringlicheres Studium zu.

Zellkörper. Die Spinalganglien des Menschen sind, wie bekannt, von verschiedener Grösse und haben im allgemeinen eine plumpe, rundliche oder leicht eckige Gestalt; von einer Birnform oder von einer besonderen Vertiefung neben der Ursprungsstelle des Fortsatzes, wie beim Frosche, kann hier nicht die Rede sein. Sie sind in eine bindegewebige Zwischensubstanz eingebettet, die gerade beim Menschen verhältnismässig stark entwickelt ist, im Gegensatz zu kleineren Säugern, wo die Zellen viel näher beieinander liegen. — In den Ammoniakalkoholsilberbildern erscheint der Zellkörper zumeist so durch und durch dunkel gefärbt, dass von seiner inneren Struktur nichts wahrzunehmen ist; hin und wieder begegnet man aber immer auch in diesen Präparaten Zellen, die aus unbekannten Gründen inmitten der dunkel gefärbten heller und durchsichtiger geblieben sind, und in denen sich die Zell-

struktur ebenso gut untersuchen lässt, wie an den mit der eigentlichen Cajalschen Fibrillenmethode oder nach Bielschowsky behandelten Präparaten.

Wir sehen an solchen Zellen eine enorm dichte Protoplasmastruktur, bestehend aus einem ungemein engen Gespinnst feinster Fäserchen, das sich gleichmässig über den ganzen Umfang der Zelle ausbreitet und am Fortsatz in dessen fibrilläre Streifung übergeht. Bei der Dichtigkeit des Fasergewirres gelingt es nicht, völlige Sicherheit darüber zu erlangen, ob diese Fäserchen netzförmig miteinander verwachsen oder nur unter Wahrung ihrer Selbständigkeit filzartig verflochten sind. Der vorherrschende Eindruck ist allerdings der, dass es sich um ein richtiges anastomotisches Netzwerk handelt.

Die neuen Silberbilder ergeben hinsichtlich der Spinalganglienzellen, dass jene früheren Forscher, die an diesen Zellen eine sog. „fibrilläre Struktur", d. h. einen Aufbau aus verhältnismässig groben, längeren, konzentrisch und parallel angeordneten Faserbildungen beschrieben haben, im Unrecht waren. Ich weise mit Befriedigung darauf hin, dass ich in meinen verschiedenen, aus den 90er Jahren stammenden Arbeiten gegenüber diesen Darstellungen mit Cajal und Held stets einer fein netzförmigen Struktur der Spinalganglienzellen das Wort geredet habe. Ausserordentlich nahe zur Wahrheit ist Flemming in seiner Arbeit vom Jahre 1882 [1]) gekommen.

Mantelzellen (Amphicyten). Darunter verstehe ich jene die Spinalganglienzelle mantelartig umgebenden kleineren Elemente, die man bisher sehr unrichtig als „Kapselzellen" bezeichnet hat. Diese Bezeichnung ist unangebracht, da die fraglichen Zellen mit der Bindegewebskapsel, wo eine solche vorhanden ist, in Wahrheit nichts anderes zu tun haben, als dass sie ihr von innen her anliegen. Ihre vollkommene Unabhängigkeit von der Kapsel ergibt sich schon daraus, dass diese fehlen kann, während die Amphicyten an keiner Spinalganglienzelle vermisst werden. Fraentzel [2]) hat die Gesamtheit dieser Zellen vor vielen Jahren nicht unzutreffend „das Epithel der

---

[1]) W. Flemming. Vom Bau der Spinalganglienzellen. Festschrift für Henle. Bonn 1882, S. 12.

[2]) Fraentzel, Beitrag zur Kenntnis von der Struktur der spinalen und sympathischen Ganglienzellen. Virchows Archiv. Bd. 38.

Ganglienzellen“ genannt. Auf diesen Namen könnten sie beim Menschen in der Tat dadurch Anspruch erheben, dass sie besonders bei den grössern Zellen die Nervenzelle in Form eines zusammenhängenden epitheloiden Mantels umgeben. Sie bilden ein förmliches Nest, worin die Spinalganglienzelle eingebettet ist. Die Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den jungen, noch keinen Hohlraum aufweisenden Eierstockfollikeln ist in die Augen fallend. Dieselben Mantelzellen finden wir, vielleicht noch stärker entwickelt, in den Ganglien der Kopfnerven und zwar nicht nur bei denjenigen, die nach dem Typus der Spinalganglien gebaut sind, wie das Ganglion Gasserii oder geniculi, sondern auch bei den nach „sympathischem“ Typus gebauten, wie z. B. bei dem Ganglion oticum. Letzteres ist deshalb bemerkenswert, weil die Amphicyten in den eigentlichen Grenzstrangganglien vollkommen fehlen. Bei diesen sind die multipolaren Nervenzellen direkt in das Bindegewebe eingebettet. Es ist dies ein nicht unwesentlicher Unterschied zwischen den eigentlichen sympathischen Ganglien und den Hirnnervenganglien von sympathischem Typus. Da auch sonstige Unterschiede, namentlich in Bezug auf das Verhalten der protoplasmatischen Fortsätze, vorhanden sind, scheint mir die gegenwärtig herrschende Auffassung, dass das Ganglion ciliare, sphenopalatinum, oticum, usw. einfach „Grenzstrangganglien des Kopfes“ sind, zumindest einer gewissen Einschränkung zu bedürfen. Merkwürdigerweise vermisse ich diese Amphicyten auch in den Acusticusganglien des Menschen, die ja sonst bekanntlich dem Typus „Spinalganglion“ zuzuteilen sind. Bei diesen Zellen liegt die bindegewebige Kapsel dem Zellkörper überall direkt an.

Die Mantelzellen zeigen beim Menschen eine verhältnismässig ansehnliche Entwicklung, sie sind grösser, zahlreicher, protoplasmareicher, als in den Spinalganglien der Katze, des Hundes, des Rindes. Sie bilden einen schönen und, mit Abrechnung der allerkleinsten Nervenzellen, zusammenhängenden Zellkranz um die Nervenzelle herum. Wir sehen verhältnismässig protoplasmareiche, polsterartig nach innen vorspringende, mit einem schönen runden oder leicht ovalen Kern versehene epitheloide Zellen, die mit Ausnahme einer einzigen Stelle überall einen einschichtigen Zellbelag um die Nervenzelle herum bilden und mit dieser in innigstem Kontakt sind. Die Ober-

fläche der Nervenzelle empfängt durch diese Anlagerung stellenweise leichte napfförmige Vertiefungen. Die Abgrenzung der Mantelzellen gegen einander scheint mir im allgemeinen nicht sehr deutlich zu sein. Ihre Kerne sind von verschiedener Grösse, oft fallen einzelne durch ihre grossen Dimensionen auf. Die Kerne liegen im Zellkranze selten in gleichen Abständen von einander.

An einer Stelle bilden nun diese Mantelzellen eine etwas stärkere Ansammlung: es ist dies die „Polstelle", d. h. die Gegend, wo der Fortsatz aus dem Körper der Nervenzelle hervortritt um gleich darauf seinen Anfangsknäuel zu bilden. Dieser Knäuel gibt auch ohne Frage die Veranlassung ab zu der Entstehung dieser Zellanhäufung. Die bindegewebige Kapsel passt sich natürlich dieser oft kegelförmigen Zellgruppe an, und dadurch kommt die Birnform zustande, die uns die Spinalganglienzelle einschliesslich ihrer accessorischen Bestandteile, d. h. der sie umgebenden Mantelzellen und der bindegewebigen Kapsel bei vielen Tieren, z. B. bei der Katze, zeigt. Beim Menschen ist diese Birnform selten deutlich ausgesprochen, was sich, wie wir sehen werden, aus dem etwas abweichenden Verhalten des Fortsatzes erklärt.

Bei den ganz kleinen Zellen scheint der Zellmantel oft nicht ganz kontinuierlich zu sein. Manchmal sieht man nur ein bis zwei Mantelzellen den Spinalganglienzellen anliegen.

In besonders grosser Zahl sind die Amphicyten in den Spinalganglien des Pferdes entwickelt; sie sind hier allerdings etwas kleiner als bei den anderen von mir untersuchten Säugern. Sie erscheinen hier oft durchweg in mehrschichtiger Anordnung im Umkreise der Zelle und bilden an der Polstelle einen aus vielen kleinen Zellen bestehenden lockeren, nach aussen nicht scharf begrenzten Haufen. Infolge ihrer lockeren Anordnung rufen sie hier mehr den Eindruck von „interstitiellen Zellen" als von Mantelzellen hervor.

Ich will hier gleich meiner Ansicht über diese Zellen Ausdruck geben. Ich halte die Amphicyten nicht für Bindegewebszellen, wie sie bisher allgemein aufgefasst wurden, sondern für Schwesterzellen der Spinalganglienzellen, d. h. für Elemente, die ebenso ektodermalen Ursprungs sind, wie diese selbst. Meinen embryologischen Beobachtungen nach differenzieren sich die anfangs

ganz gleichartigen embryonalen Elemente der Ganglienanlage in zwei Richtungen. Ein Teil gestaltet sich durch Vergrösserung, spindelförmige Gestaltung des Zellkörpers und Anlage von Fortsätzen zu den eigentlichen Spinalganglienzellen, während ein anderer Teil durch Zurückbleiben in der Entwicklung und durch typische pericelluläre Gruppierung zu den Mantelzellen wird.

Wieder drängt sich hier die Ähnlichkeit mit den Verhältnissen im Eierstock auf. Näher noch liegt aber eine andere Analogie, diejenige nämlich mit den Verhältnissen im Centralorgan, wo sich bekanntlich die anfangs gleichartigen Ektodermzellen ebenfalls nach zwei Richtungen scheiden, indem sie teils zu Nervenzellen, teils zu Stützzellen werden.

Weiterhin glaube ich, dass diese Mantelzellen vollkommen den Lemmocyten (Schwannschen Zellen) der peripherischen Nervenfasern entsprechen. Es lässt sich dieser Beweis nach meinen Beobachtungen vor allem embryologisch führen, indem sich nachweisen lässt, dass die Lemmoblasten der peripherischen Nervenwurzeln und Nerven, sowohl der sensiblen wie der motorischen, Abkömmlinge der Ganglienanlagen sind. Der in den Ganglienanlagen verbleibende Rest von Bildungszellen gestaltet sich zu den Nervenzellen und Mantelzellen. In den Grenzstrangganglien und den Ganglien des Acusticus wird der ganze Vorrat zu Nervenzellen aufgebraucht. — Ich werde für diese meine Auffassung weiter unten noch eine direkt histologische Stütze beibringen können.

Über die physiologische Bedeutung der Mantelzellen ist uns nichts näheres bekannt. Ob sie einfach nur Nähr- und Schutzzellen der von ihnen umfassten Spinalganglienzellen sind, oder auch auf deren nervöse Funktion irgendwelchen Einfluss nehmen, entzieht sich einstweilen unserer Beurteilung. Um einer modernen Richtung Rechnung zu tragen, möchte ich auch die Möglichkeit nicht unerwähnt lassen, dass diesen Zellen irgend welche secretorische Funktion zukommt und dass sie so in ihrer Gesamtheit ein „glandula interstitialis“ der Spinalganglien darstellen. Cajal legt Gewicht darauf, dass diese Zellen im höheren Alter eine Art phagocytäre Einwirkung auf die von ihnen umfasste Nervenzelle ausüben, indem sie Hand in Hand mit ihrer Wucherung die peripherischen Teile der Nervenzelle zum Schwunde bringen.

In einigen der dieser Abhandlung beigegebenen Abbildungen (z. B. Fig. 7 und 17) erblickt man zwischen Mantelzellen und Zelloberfläche eine Anzahl von Lymphocyten. Sie sind an ihrem kleinen dunkel gefärbten runden Kern sowie an dem freistehenden spindelförmigen, schwach entwickelten Zellkörper leicht kenntlich. Es handelt sich hier ohne Frage um eine pathologische oder zumindest senile Erscheinung. Ich habe diese Lymphocyten nur in den Spinalganglien der Menschen beobachtet, hier allerdings recht häufig, wozu aber zu bemerken ist, dass ich mein Material ausschliesslich Spitalleichen entnommen habe.

Kapsel. Die Spinalganglienzelle ist beim Menschen, wie bekannt, mitsamt den dazugehörigen Mantelzellen, von einer zarten bindegewebigen Membran, der sog. Kapsel umgeben, die sich in die Endoneuralscheide [1]) des Ausläufers festsetzt. Dieser Übergang ist von mir [2]) im Jahre 1886 an den Spinalganglienzellen des Frosches zum erstenmal richtig erkannt worden, nachdem man bis dahin die Zellkapsel in das Neurilemm des Fortsatzes übergehen liess. Letzteres ist schon deshalb nicht möglich, weil, wie wir noch sehen werden, das Neurilemm an dem Fortsatz schon innerhalb der Kapsel auftritt. Die Zellkapsel ist ein äusserst dünnes Häutchen und weist an ihrer äussern Fläche längere, ovale, stark färbbare Kerne auf, die nicht mit den Zellkernen der einwärts von der Kapsel gelegenen Mantelzellen verwechselt werden dürfen. Es entsprechen diese Zellkerne den Kernen der Endothelzellen, aus denen sich die Kapsel aufbaut und deren Grenzen sich, wie dies schon lange bekannt ist (vergl. Fig. 2 meiner angeführten Arbeit) mit salpetersaurem Silber schön nachweisen lassen. Nach aussen hängt diese Endoneuralkapsel der Zelle sehr innig mit dem Zwischengewebe der Spinalganglien zusammen; sie ist überhaupt nichts anderes, als die Grenzschichte dieses Bindegewebes gegen das Zellgebiet hin.

Die Bedeutung dieser Kapsel ist, wie ich sehe, bisher sehr überschätzt worden. Schon beim Menschen, der Katze und dem Hunde, wo sie im allgemeinen vorhanden ist, hat man bei vielen Zellen Mühe, sie als wirkliche zusammenhängende Membran nachzu-

---

[1]) Von Ranvier fälschlich Henlesche Scheide genannt.

[2]) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26, 1886, S. 370.

weisen; vollkommen fehlt sie aber in den Spinalganglien des Pferdes. Hier finden wir die Spinalganglienzelle, wie wir hörten, von einem förmlichen Schwarm von kleinen Mantelzellen umgeben, der nach aussen hin durch keine ausgesprochene Membran abgegrenzt ist und an den Stellen, wo mehrere Ganglienzellen dicht nebeneinander liegen, mit der entsprechenden Zellgruppe der benachbarten Spinalganglienzellen stets ohne jede scharfe Grenze zusammenfliesst. Ähnlich liegen die Verhältnisse, wie ich finde, in sämtlichen Kopfganglien von sympathischem Typus auch beim Menschen, insofern als sich auch hier keine eigentliche bindegewebige Kapsel um die Zelle herum nachweisen lässt. Die Kapsel gehört mithin nicht zur allgemeinen Charakteristik der Spinalganglienzelle, sie ist überhaupt keine wesentliche Bildung. Wesentlich ist nur die Spinalganglienzelle selbst und der sie umgebende Belag von kleinen „Mantelzellen".

Fortsatz. Die überwiegende Mehrzahl der Spinalganglienzellen entspricht dem altbekannten unipolaren Typus. Der Fortsatz entspringt an einer beliebigen Stelle der Zelloberfläche mit einem kegelförmigen Ansatzstück, worin sich bei den Zellen, die heller geblieben sind, eine deutliche fibrilläre Streifung nachweisen lässt. Die Fibrillen dieses Kegels gehen nachweislich aus dem dichten Filz des Zellkörpers hervor. Das weitere Verhalten des Fortsatzes ist nun das folgende. Es ist eine grosse Seltenheit, dass der Fortsatz sofort nach seinem Ursprung geradlinig das Zellgebiet verlässt; typisch ist vielmehr das Verhalten, dass er gleich nach seinem Ursprung einen einfacheren oder dichteren Knäuel bildet, wonach er die Kapsel noch immer nicht verlässt, sondern sich, wieder gradliniger geworden, noch immer innerhalb der Kapsel, in einem hübschen Bogen um die Zelle herum schwingt, um erst am gegenüberliegenden Pol das Gebiet der Zelle zu verlassen. Ja der Bogen kann sich noch weiter ausdehnen, so dass der Fortsatz wieder zu seiner Ausgangsstelle zurückkehrt und sich erst dort von seiner Zelle trennt. Letzteres ist aber ein seltenes Verhalten. Das Typische ist, dass der Fortsatz die Zellkapsel am gegenüberliegenden Pol verlässt.

Dieser pericelluläre Bogen des Fortsatzes ist etwas ungemein charakteristisches und ist speziell typisch für die Spinalganglienzellen des Menschen. Bei keinem anderen Säuger habe ich dies,

wenigstens als regelmässiges Verhalten, bisher wahrgenommen. Der Bogen ist sogar typischer als der Knäuel. Letzterer kann, besonders bei kleineren Zellen, und besonders in den Ganglien jüngerer Individuen, fehlen oder bloss ganz leicht angedeutet sein, wie dies in den Figuren 1 und 2 zu sehen ist; dagegen fehlt die Krümmung nur bei einer grossen Minderheit von Zellen. Während seines bogenförmigen Verlaufes verdünnt sich der Fortsatz stets. Der Fortsatz ist während jenes Bogenstückes weder zwischen Mantelzellen und Zelle, noch zwischen Mantelzellen und Kapsel eingeschaltet, sondern läuft zwischen den Mantelzellen, hüllenartig von ihnen umfasst.

Wendet man stärkere Vergrösserungen an und sieht man genau zu, so kann man sich, besonders bei den grösseren Zellen, überzeugen, dass sich während dieses endokapsulären Verlaufes allmählich eine feine membranartige Scheide um den Fortsatz herum anlegt; wir haben hier das erste Auftreten eines Neurilemms, jener Scheide, die dann den Nervenfortsatz auf seinem langen Wege an der Peripherie treu begleitet. Man gewinnt entschieden den Eindruck, dass sich diese Scheide als Ausscheidungsprodukt der dem Fortsatz anliegenden Mantelzellen entwickelt. Besonders schön lässt sich die Gegenwart eines Neurilemms an solchen Stellen nachweisen, wo der Fortsatz quer durchschnitten ist. Man sieht hier um den etwas geschrumpften Fortsatz einen feinen scharf gezeichneten Ring, entweder als innerste Schichte der dem Fortsatz anliegenden Mantelzellen, oder auch, wenn letztere etwas geschrumpft sind, als selbständige Bildung. Damit ergibt sich meiner Ansicht nach von selbst die Analogie der Amphicyten mit den Schwannschen Zellen oder Lemmocyten des pheripherischen Achsencylinders. In vielen Fällen schien es mir, als würde um den Fortsatz herum noch innerhalb der Kapsel auch noch eine Markscheide auftreten. Dafür sprechen auch sehr überzeugend die Bilder, die wir in einer Arbeit von Babes und Kremnitzer[1]) über die Spinalganglienzellen sehen. Diese Forscher haben sich bei ihren Untersuchungen der Weigertschen Markscheidenfärbung bedient; ich selbst habe hierüber keine ent-

[1]) V. Babes et F. Kremnitzer, L'anatomie microscopique des ganglions spinaux et la pathogénie du tabes. Archives des sciences médicales 1886, pg. 134.

scheidenden Erfahrungen. Dogiel gibt ebenfalls an, dass der Fortsatz bereits intracapsulär eine Markscheide aufweisen kann.

Nun zu dem Knäuel. Die erste literarische Andeutung dessen, dass der Fortsatz bei vielen Tieren, besonders bei Säugern, nicht gradlinig von der Zelle hinweg tritt, sondern unmittelbar nach seinem Ursprunge knäuelförmige Windungen bildet, finden wir in einer Abhandlung von Retzius[1]) aus dem Jahre 1880. Der nächste, der diese Erscheinung wahrgenommen, erwähnt und abgebildet hat, ist Daae[2]), doch leiden sowohl die Abbildungen, wie namentlich der Text der Daaeschen Arbeit an bedenklichen Mängeln und Unklarheiten, die allerdings teilweise darin ihre Entschuldigung finden mögen, dass die Verhältnisse des Fortsatzes gerade beim Pferde, wie wir noch sehen werden, ausnehmend kompliziert sind. Die erste ausführliche Beschreibung dieser Knäuelbildungen verdanken wir Dogiel,[3]) der sie mit dem Methylenblauverfahren in den Spinalganglienzellen in klarer und erschöpfender Weise nachweisen konnte. Weitere ausführliche Darstellungen, Ergänzungen und Abbildungen brachten dann die Arbeiten Cajals,[4]) der diesen Knäuel den Anfangsglomerulus des Fortsatzes nennt.

Es ist vor allem hervorzuheben, dass bezüglich dieses Knäuels beträchtliche Abweichungen zwischen den einzelnen Säugetieren bestehen. Viel stärker entwickelt als beim Menschen ist z. B. der Knäuel bei der Katze und dem Hunde. Das typische Verhalten bei diesen Tieren vergegenwärtigen die Fig. 3 (Katze) und 4 (Hund). Hier ist der Knäuel kompliziert, aus einer grösseren Zahl von Schlingen bestehend, und schliesst sich auch

---

[1]) G. Retzius, Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopfganglien. Archiv f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1880, S. 369.

[2]) H. Daae, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen beim Säugetier. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXXI, 1887.

[3]) A. Dogiel. Der Bau der Spinalganglien bei den Säugetieren. Anat. Anzeiger 1896, Bd. XII, S. 140. Derselbe: Z. Frage über d. feineren Bau der Spinalganglien und deren Zellen bei Säugetieren. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XIV, 1897, Heft 4 u. 5.

[4]) Zusammenfassung in: F. Ramón y Cajal, Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. Tomo I, 1899, p. 352. Siehe auch l. c.: Tipos celulares, etc. 1905.

nicht so dicht wie beim Menschen an den Zellkörper an, sondern spinnt sich in etwas lockerer Anordnung weiter von der Zelle hinweg, begleitet von Mantelzellen und von einer dütenförmigen Verlängerung der Kapsel, wodurch das ganze Zellgebilde der Spinalganglienzelle ausgesprochen birnförmig wird. An der Spitze des Kegels, tritt aber der Fortsatz hervor; ein rückläufiger Bogen ist hier gewöhnlich nicht vorhanden. Die starken, weit ausgesponnenen Knäuel verleihen den Präparaten aus den nach Cajal behandelten Spinalganglien der genannten Tiere schon bei schwacher Vergrösserung ein eigenartiges Gepräge. Überall zwischen den Zellen sieht man die auffallenden schwarzen Knäuel. Anders beim Menschen. Hier ist die Knäuelbildung im Vergleich zur Katze geradezu rudimentär zu nennen. der Knäuel besteht auch bei den grossen Zellen oft nur aus zwei oder drei Schlingen, oft nur aus leicht welligen Krümmungen, die dann, ohne eigentliche Schlingenbildung, in das bogenförmige rückläufige Stück des Fortsatzes übergehen. (Vergl. Figg. 5—7.) Die Windungen können sich auch auf diesen bogenförmigen Abschnitt bis zu seinem Ende fortsetzen, wodurch natürlich kompliziertere Bilder zustande kommen, die bloss durch Vergleichung der zusammengehörigen Bruchstücke in den Nachbarschnitten klarzustellen sind. Die Ausbildung dieser Knäuel gehört der postfoetalen Periode an. Beim Neugeborenen findet man noch keine Spur einer Knäuelbildung, auch ist hier der rückläufige Bogen des Fortsatzes noch nicht an allen Zellen angelegt, oder wenn auch vorhanden, erst auf ein kurzes Stückchen beschränkt, wie das in den Figg. 8—10 zur Ansicht gebracht ist. Des weiteren habe ich mich bestimmt überzeugen können, dass der Knäuel auch noch bei jüngeren erwachsenen Individuen entschieden einfacher ist, als bei älteren. Daraus kann man also folgern, dass jene merkwürdige Tendenz des Längswachstums, die dem ersten Stücke des Fortsatzes in der postfoetalen Periode innewohnt, nicht nur die Wachstumsenergie des Spinalganglions im ganzen beträchtlich übertrifft, sondern ausserdem auch noch die zeitlichen Grenzen des allgemeinen Wachstums des Organismus überschreitet, daher durch Raumbeschränkung eine allmählich ausgesprochene Knäuelbildung Platz greifen muss. Eine grössere Bedeutung in funktioneller Hinsicht dürfte dieser Schlingenbildung nicht zuzuschreiben sein.

Überall wo der Fortsatz Windungen bildet, finden wir eine Vermehrung der Mantelzellen. Die Windungen sind vollkommen zwischen diese Zellen eingebettet. Wir sehen so die innigsten Beziehungen zwischen dem Fortsatz und den Mantelzellen.

Im Jahre 1897 hat Ramón y Cajal in Verbindung mit F. Oloriz[1]) ein interessantes Verhalten an den Spinalganglienzellen der Säuger beschrieben. Es kommt vor, dass eine feine, offenbar dem Sympathicus entstammende Nervenfaser die Kapsel betritt und sich in der aus Mantelzellen gebildeten polaren Anhäufung, die sich um den Glomerulus herum befindet, zwischen den Zellen zu einem komplizierten Geflechte verästelt. Cajal nennt dieses Geflecht Arborizaciones periglomerulares.

Bei den Menschen kommen diese Faserverästelungen jedenfalls äusserst selten vor. Ich habe sie trotz sehr gelungener Faserfärbungen nur in sehr wenigen Fällen beobachten können. Fig. 11 zeigt das Bild, das diese Verästelungen an den Silberpräparaten darbieten. Natürlich ist hier das Geflecht in viele Fragmente zerstückelt; man sieht eine Menge kürzerer oder längerer Fasersbruchstücke zwischen den Polzellen und auch weiter zwischen den übrigen Mantelzellen. Die Silberpräparate stehen in dieser Beziehung den Methylenblaubildern beträchtlich nach.

Das wenn auch nur sporadische Vorhandensein dieses Geflechtes scheint mir einen Hinweis darauf zu enthalten, dass die Mantelzellen mehr als einfache Schutzzellen der Nervenzelle sind. Die Gegenwart einer besonderen Innervation dieser Zellen ist nur bei der Annahme verständlich, dass sie eine ganz besondere Funktion haben.

Zellschlingen. Eine merkwürdige Wahrnehmung an den Spinalganglienzellen des Menschen besteht in der Gegenwart von schlingenförmigen Zellfortsätzen, die von dem Zellkörper ausgehend bogenförmig in ihn wieder zurückkehren. (Fig. 12, Mensch). Die Schlingen haben durchaus nicht den Charakter von undeutlich begrenzten Protoplasma-Aufsplitterungen oder von Protoplasmafortsätzen, sondern stellen sich durchaus in der Schärfe von Nervenfortsätzen dar. Sie können flacher oder höher, zarter oder dicker sein und sind manchmal in grösserer Zahl

[1]) S. R. y Cajal y F. Oloriz, Los ganglios sensitivos craneales de los mamíferos. Revista trimestral microgr. 1897, Nr. 4.

— 5 — 6 — an derselben Zelle wahrzunehmen. Diese merkwürdigen henkelartigen Zellanhänge sind zuerst von Cajal gesehen worden. In der von diesem Forscher in Gemeinschaft mit Dalmacio Garcia verfassten Arbeit über die Veränderungen der Nervenzellen bei der Hundswut[1]) werden diese Schlingen in Fig. 2 und 5 vom Kaninchen sehr gut abgebildet und auch im Texte unter der nicht gerade glücklich gewählten Bezeichnung Celulas con protoplasma fenestrada beschrieben. Cajal ist in jener Arbeit geneigt, diese Form als etwas pathologisches, als das Ergebnis der künstlich gesetzten Erkrankung aufzufassen, von welcher Auffassung er aber in seiner letzten Arbeit (Tipos celulares etc. 1905), wo diese Schlingen abermals geschildert werden, zurückgekommen ist. Ich habe diese Schlingen an den Spinalganglienzellen des Menschen, allerdings immer nur als sporadische Erscheinung, stets wahrgenommen, aber nur beim Erwachsenen, niemals beim Kinde. An der Schlingenbildung kann auch der Fortsatz beteiligt sein, in der Weise etwa wie in Fig. 19, dass er sich in einiger Entfernung von der Zelle in zwei gleichstarke Äste teilt, wovon der eine als eigentlicher Fortsatz der Zelle weiterschreitet, der andere dagegen schlingenförmig in die Zelle zurückkehrt, oder auch in der Weise (Figg. 14 und 15), dass gleich am ersten Abschnitt des Fortsatzes, gewöhnlich an einer Stelle, wo er sich krümmt, ein feinerer Nebenast entspringt, der sich zum Zellkörper zurückbegibt. Die Schlingen sind zwischen die Mantelzellen eingeschaltet. In physiologischer Beziehung können wir mit ihnen einstweilen nichts anfangen.

Fortsätze mit Protoplasmalappen. Ein merkwürdiges Verhalten vergegenwärtigt uns Fig. 16. Wir sehen von der Oberfläche des Zellkörpers gegenüber der Ursprungsstelle des Hauptfortsatzes eine zarte Faser entspringen, die sich eine ziemlich ansehnliche Strecke zwischen den Mantelzellen hinschlängelt, um dann in einem merkwürdigen birnförmigen Protoplasmakörper sein Ende zu finden, der der Färbung nach genau aus demselben Protoplasma zu bestehen scheint, wie die Spinalganglienzelle selbst. Ein Kern lässt sich in dem Klumpen nicht nachweisen. In Fig. 17 sehen wir dasselbe Verhalten, nur mit dem

[1]) S. R. y Cajal y Dalmacio Garcia, Las lesiones del reticulo de las células nerviosas en la rabia. Trab. del labor. de invest. biolog. de la Univ. de Madrid. T. III. 1904, pg. 224.

Unterschiede, dass der zarte Fortsatz, an dem der Protoplasmakörper hängt, nicht vom Zellkörper selbst, sondern vom Zellfortsatz seinen Ursprung nimmt. Das Bild stellt einen polaren Flachschnitt dar; der Zellkörper selbst ist nicht zu sehen, sondern nur der Anfangsknäuel des Fortsatzes mit den ihn umgebenden Polarzellen. Dieser Befund erinnert an die Beobachtungen von Huber.[1]) Dieser Forscher hat mit Hilfe der Methylenblaumethode an den Spinalganglienzellen einiger Amphibien nachweisen können, dass der Nervenfortsatz manchmal gleich nach seinem Ursprung noch innerhalb der Kapsel einige zarte Ästchen abgibt, die schon nach kurzem Verlaufe ungeteilt oder einigemale geteilt in der Gegend der Ursprungsstelle des Fortsatzes mit merkwürdigen scheibenförmigen Verdickungen endigen. — Diese merkwürdigen Protoplasmalappen kommen beim Pferde besonders häufig zur Beobachtung. Sie scheinen, nach den soeben veröffentlichten Beobachtungen Levis[2]) auch beim Vogel (Taubenembryonen) vorzukommen. Ich möchte die Vermutung aussprechen, dass diese Lappen sekundär abgelöste Teile des Zellprotoplasmas der Spinalganglienzelle sind und dass die Faser, an der sie hängt, ursprünglich eine Zellschlinge war. Ich habe beim Pferde einige Beobachtungen gemacht, die mir für diese Auffassung zu sprechen scheinen. Eine sehr ausführliche Schilderung dieser lappenartigen Fortsätze finden wir bei Cajal (1905). Die Angabe dieses Forschers, dass sie gerade nur beim Menschen häufig sind, bei Säugetieren dagegen selten angetroffen werden, möchte ich dahin berichtigen, dass dies nur für einzelne Säugetiere gilt; beim Pferd sind sie häufiger als beim Menschen.

Multipolare Zellen. Dass sich in den Spinalganglien neben den typischen Unipolarzellen sporadisch auch multipolare Elemente finden, wissen wir seit dem Jahre 1903, als Disse[3]) in den Spinalganglien des Frosches mit Hilfe der Golgischen Methode solche Zellen nachweisen konnte. Bestätigungen haben

[1]) C. Huber, The Spinal Ganglia of Amphibia. Anat. Anzeiger, Bd. XII, 1896, S. 417.

[2]) G. Levi, Beitrag zur Kenntnis der Struktur des Spinalganglions. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft. Genf 1905, S. 158.

[3]) J. Disse, Über die Spinalganglien der Amphibien. Verhandl. der Anat. Gesellschaft. Göttingen 1893, S. 201.

dann geliefert: ich[1]) (1894) für das Hühnchen, Spirlas[2]) (1896) für Säugerembryonen, Dogiel[3]) (1896, 1897) und Cajal[4]) (1898) für verschiedene Tiere. Das Schicksal dieser überzähligen Fortsätze konnte aber bisher nicht aufgeklärt werden. Im allgemeinen herrscht die Auffassung vor, dass wir es hier mit dendritenartigen Ausläufern zu tun haben.

Ich habe im Verlaufe vorliegender Untersuchungen diese multipolaren Zellen in den Spinalganglien des Menschen wiedergefunden, allerdings auch hier nur als sporadische Elemente. Die Beobachtungen aber, die ich über das Verhalten dieser Fortsätze machen konnte, weichen von der bisherigen Auffassung sehr beträchtlich ab und lassen sie in einem ganz anderen Lichte erscheinen. Ich finde vor allem, dass diese Fortsätze, von denen man an einem Durchschnitt der Zelle oft sechs, sieben nachweisen kann, durchaus nicht den Charakter von Dendriten haben. Sie stellen sich vielmehr vollkommen in der Glätte und Schärfe echter Nervenfortsätze dar und sind von sehr verschiedener Dicke. Manchmal sind es grobe Balken, viel häufiger aber zarte Fäserchen, die mit einem kleinen hügelartigem Anfangsstück ziemlich unvermittelt von der Oberfläche der Zelle entspringen. Was aber am meisten überrascht, ist das weitere Verhalten dieser Fortsätze (Fig. 18). Geht man ihnen nämlich nach, so findet man, vorausgesetzt, dass sie nicht gleich an ihrem Ursprunge oder nach kurzem Verlauf abgeschnitten sind, dass sie innerhalb der Kapsel, zwischen den Mantelzellen in bogenförmigen und winkligen Anastomosen mit Nachbarfortsätzen ihr Ende finden, und zwar bilden nicht nur je zwei mit einander solche Verbindungen wie es bei den oben beschriebenen Schlingen der Fall ist, sondern es können sich mehrere solche Fortsätze nach einander gegenseitig vereinigen, so dass um die Nervenzelle herum ein zierliches, von der Zelloberfläche weit ab-

---

[1]) M. v. Lenhossék, Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden 1904, S. 129.

[2]) Spirlas, Zur Kenntnis der Spinalganglien der Säugetiere. Anat. Anzeiger, Bd. 11, 1896, S. 629.

[3]) A. S. Dogiel. Der Bau der Spinalganglien bei den Säugetieren. Anat. Anz., Bd. 12, 1896, S. 140. — Derselbe. Zur Frage über den feineren Bau d. Spinalganglien. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol, Bd. 14, 1897.

[4]) S. R. Cajal y Oloriz, l. c.

stehendes weitmaschiges Gitterwerk zustande kommt. Das Gitter ist, wie gesagt, zwischen die Mantelzellen eingebettet, die an solchen multipolaren Exemplaren eine besonders starke Entwicklung zeigen. Gewöhnlich lassen sich die multipolaren Zellen schon bei schwacher Vergrösserung an der stärkeren Entwicklung des Zellmantels erkennen. Den Bereich der Mantelzellen scheinen diese Fortsätze im allgemeinen nicht zu verlassen.[1])

Wir haben also hier eine ganz eigenartige Beobachtung, die meines Wissens im ganzen Nervensystem einzig dasteht. Nirgends konnte bisher, soviel ich weiss, eine derartige schlingenförmige, auf wahrer Anastomose beruhende Verbindung der Fortsätze je einer Zelle unter sich ganz einwandfrei nachgewiesen werden. Dem möglichen Verdachte, dass hier etwas Pathologisches vorliege, muss ich entschieden entgegentreten. Übrigens dürfte schon ein Blick auf Fig. 24 die Grundlosigkeit dieses Verdachtes ergeben; derartige Bilder können doch durch pathologische Vorgänge kaum entstehen. Diese schlingenförmigen Fortsätze geben uns sowohl nach der physiologischen, wie nach der histogenetischen Seite hin Rätsel auf. Die gewöhnliche Art der Erklärung über die Entstehung der Dendriten kann hier nicht zutreffen. Sie können unmöglich nach Art der gewöhnlichen Dendritenbildung als freie Auswüchse vom Zellkörper entstehen, da man sich dabei ihre sekundäre Verbindung nicht recht vorstellen könnte. Naheliegender ist die Annahme, dass sie durch peripherische Dehiscenzen, nach Art der Entstehung der Bogengänge des membranösen Labyrinthes zustande kommen. Eine prinzipielle Bedeutung für die grossen Fragen des elementaren Aufbaues des Nervensystems kommt diesen Verbindungen nicht zu, da es sich nicht um Anastomosen von Nachbarzellen miteinander, sondern um Verbindungen im Bereich einer und derselben Zelle handelt. — Ich bemerke, dass diese anastomosierenden Fortsätze auch in den Ganglien der Hirnnerven, und zwar sowohl in den spinalganglienartig gebauten, wie in den nach Art der sympathischen Ganglien beschaffenen anzutreffen sind.

---

[1]) Die multipolaren Elemente, die Cajal als células multipolares con dendritas recias y cortas beschreibt, habe ich in meinen Präparaten aus den Spinalganglien nicht wahrnehmen können, dagegen sie als gewöhnliche Zellform in den Hirnnervenganglien vom sympathischen Typus beobachtet.

Das Verhalten des Fortsatzes beim Pferde. Eine merkwürdige Eigenart besteht bezüglich des Fortsatzes beim Pferde. Multipolare Zellen kommen hier nach meinen Beobachtungen nicht vor, dagegen finden wir als sehr häufige Erscheinung, dass der Fortsatz bald nach seinem Ursprung innerhalb der polaren Anhäufung von Mantelzellen während seiner Windungen eine Reihe von stärkeren und schwächeren Nebenästen abgibt, die sich merkwürdigerweise miteinander und mit dem Fortsatze anastomotisch verbinden und so ein geschlossenes Reticulum bilden. Es entspricht dieses Reticulum dem oben beschriebenen Gitterwerk der multipolaren Zellen beim Menschen, nur mit dem Unterschied, dass sich das Gitter hier nicht um die ganze Zelle ausbreitet, sondern sich auf die Polgegend beschränkt, die allerdings wegen der starken Anhäufung der polaren Mantelzellen dem Gitter eine grosse Ausdehnung gestattet. Auch ist diese Gitterbildung hier viel häufiger, als diejenige beim Menschen; ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich behaupte, dass etwa bei jeder zweiten Zelle dieses merkwürdige Verhalten besteht. Vollständige Anschauungen des ganzen Gitterwerkes erhält man niemals an den Schnitten; immer liegen nur Fragmente vor, wie sie in den Figg. 19 und 20 zur Ansicht gebracht sind. Sehr häufig kommen auch Schlingenbildungen am Fortsatze vor, entweder in Form von Seitenschlingen, d. h. von schwächeren Nebenästen, die sich bald wieder mit dem Fortsatz vereinigen (Fig. 21—23), oder in der Form, dass sich der Fortsatz buchstäblich in zwei oder mehr gleichstarke Äste aufsplittert, die sich schon nach kurzem Verlauf wieder vereinigen (Fig. 24). Es sind dies recht auffallende Befunde, bie physiologisch einstweilen nicht verwertet werden können.

Budapest, den 28. März 1906.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX und X.

Fig. 1 u. 2. Spinalganglienzellen vom Menschen, ohne Knäuelbildung des Fortsatzes.
Fig. 3. Katze, Fig. 4 Hund.
Fig. 5—7. Mensch. Der Fortsatz zeigt eine zunehmende Knäuelbildung. In Fig. 7 ein Leukocyt zwischen Zelloberfläche und Mantelzellen.
Fig. 8—10. Spinalganglienzellen vom Neugeborenen.
Fig. 11. Mensch. Nervenendigungen zwischen den Mantelzellen (Terminaciones periglomerulares von Cajal). Zwischen Zelloberfläche und Mantelzellen zwei Leukocyten.
Fig. 12—15. Mensch. Zellschlingen.
Fig. 16 u. 17. Mensch. Lappenförmiger, an einer dünnen Faser hängender Anhang der Zellen. In Fig. 16 geht die Faser vom Zellkörper, in Fig. 17 vom Fortsatz aus.
Fig. 18. Mensch. Multipolare Spinalganglienzelle mit anastomotischer Verbindung der Fortsätze.
Fig. 19 u. 20. Pferd. Flachschnitt aus der polaren Gegend; die Zelle selbst ist nicht mehr getroffen, dagegen sieht man Fragmente der Verästlung des Fortsatzes.
Fig. 21—23. Pferd. Schlingenbildungen am Fortsatz. Die umgebenden polaren Mantelzellen sind weggelassen.

Sämtliche Zellen sind mit dem Zeichenapparat und nach Präparaten gezeichnet, die mit der Cajalschen Ammoniak-Silbermethode hergestellt sind.

Aus dem Institut für menschliche Anatomie der königl. Universität zu Siena (Prof. S. Bianchi).

Konformation, Struktur und Entwicklung der Bürzeldrüse bei verschiedenen Vogelarten.

Von

Dr. Bernardino Lunghetti, Volontär-Assistent.

Hierzu Tafel XI und XII und 11 Textfiguren.

Die Bürzeldrüse ist bekanntlich eine besondere Hautdrüse der Vögel. Durch ihre Ansehnlichkeit und ihre Gestalt zog sie recht bald die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich. Wir finden ihrer Erwähnung getan in den alten Werken von Friedrich II, Willughby, Ray, Schneider, Bechstein, welche vor allem die Funktion und äussere Gestaltung des Organs erforschten. Die ersten auf den inneren Bau der Drüse bezüglichen Mitteilungen stammen von Cuvier, welcher behauptete, dass die Drüse aus geschlossenen secernierenden Bläschen bestehe. Später beschäftigten sich mit dem Gegenstand Tiedemann, Blainville, Müller, welch letzterer in der Bürzeldrüse die Anwesenheit nicht verzweigter Schläuche entdeckte, die nach einem inneren Hohlraum konvergieren, in den sie münden. Nitzsch untersuchte eingehend die Anwesenheit und Verteilung der Federn auf dem Ausführungsgang, ja wollte daraus taxonomische Daten ziehen. Einige spärliche Notizen finden sich in der Folge in allen Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie.

Eine methodische und wahrhaft wissenschaftliche Untersuchung des Organs wurde erst später von Kossmann unternommen und neuerdings durch Pilliet und Orlandi weitergeführt. Diese Untersuchung darf als unter einem zweifachen Gesichtspunkt angestellt bezeichnet werden. Auf der einen Seite suchte Kossmann durch Untersuchung der Drüse in verschiedenen Vogelarten die innerste Konstitution derselben festzustellen, auf der anderen bestrebte er sich, durch Erforschung ihrer genauen Struktur deren wirkliche Funktion abzuleiten. Doch kann weder die eine noch die andere dieser beiden Unter-

suchungen vollständig genannt werden. Während in der Tat einerseits die vergleichenden Forschungen an vier oder fünf aufs Geratewohl genommenen Vogelarten ausgeführt wurden, wodurch er nicht zu allgemeinen Schlüssen gelangen konnte, war andererseits die bei dem histologischen Studium angewandte Technik allzu einfach und nicht immer korrekt. Man begreift so, dass den einzelnen Beobachtern bemerkenswerte Umstände entgangen sind und über verschiedene Punkte Meinungsverschiedenheiten bestehen.

Was wir über die Bürzeldrüse wissen, lässt sich also zusammenfassen: Obschon die Drüse bei den meisten Vögeln vorhanden ist, fehlt sie bei vielen Arten.[1]) Dies könnte nach Kossmann in Beziehung gebracht werden zu der Lebensweise des Vogels selbst und zu den von ihm bewohnten Gegenden. Bei den mit der Drüse ausgestatteten Arten bestünde gleichfalls eine Beziehung zwischen Grösse der Drüse, Grösse des Vogels und Lebensgewohnheiten. Dieselbe zeigt sich verschiedenartig gestaltet, obschon sie stets aus zwei seitlichen von einander unabhängigen Hälften besteht. Sie wird gebildet durch eine grosse Menge strahlenförmiger Drüsenschläuche, die sämtlich in zwei zentrale Höhlen einmünden, die in einigen Fällen fehlen (Ente nach Kossmann), in anderen dargestellt sind durch eine Erweiterung des Ausführungsganges (Taube, Reiher). Diese sind im allgemeinen in Zweizahl vorhanden, je einer für jede Drüsenhälfte, können jedoch bis zu sechs betragen (nach Nitzsch beim Pelacanus crispus), oder auf einen heruntergehen (Hupupa epops). Die Drüsenschläuche sind einfach, obschon sie nach Kossmann eine Spur von Gabelung bieten können, und schwanken in Zahl (in einem Querschnitt sollen sich ihrer bei der Ente 48, bei der Taube 30—40 finden), Länge und Durchmesser. Sowohl

[1]) Sie fehlt bei den Ratiten, Otis, Argus giganteus, Ptilopus, Erythroenas, Didunculus, Goura, Starnoenas, Treron, Brotogerys, Chrysotes, Ponus, Cacatua sulphurea cristata, Podargus. (Gadow in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs). Der Apterix sec. Beddard besitzt noch eine Drüse: ebenso wie sie bei jungen Dromaeus Novae Hollandiae und bei den Embryonen von Rhea americana vorhanden sein soll (Pycraft). Nach Darwin soll sie bei der Columba laticauda, militaris, coronata fehlen. Nach Nitzsch wäre sie bei vielen Papageien (Psittacus rufirostris, dominicensis leucocephalus), bei der Columba militaris und coronata, im Genus Otis, beim Argus giganteus und in der ganzen Ordnung der Laufvögel abwesend.

Kossmann wie Pilliet und Orlandi beschreiben sie als durch ein mehrschichtiges Epithel polyedrischer Zellen ausgekleidet, von denen die oberflächlichst gelegenen sich in Auflösung, die untersten in aktiver Regeneration befinden.

In den Zellen der oberflächlichen Schichten beschreibt Kossmann zahlreiche Fettropfen, die Pilliet in Abrede stellt, da er sie an Präparaten von in Osmiumsäurelösungen fixierten Stücken nicht hat wahrnehmen können. Orlandi beschreibt darin nur ein granulöses Protoplasma. Um die Drüse herum wird von allen eine Muskelhülle beschrieben, deren Fibrozellen nach Kossmann sich zwischen die Schläuche einschieben, nach Orlandi auf die äussere Hülle beschränkt bleiben sollen.

Eine wichtige Frage ist die, welche die Form der Drüse betrifft. Kaum angedeutet von Kossmann, der sich darauf beschränkt zu bemerken, dass die Bürzeldrüse aus vielen einfachen Drüsenschläuchen bestehe, wurde sie neuerdings von Pilliet unter dem Gesichtspunkte neuer Vorstellungen über Form und Klassifikation der Drüsen wieder aufgenommen und eingehend behandelt. Nachdem er darauf aufmerksam gemacht, dass hinsichtlich ihrer Form die Glandula uropygii sich mit keinem der gewöhnlichen Drüsentypen vergleichen lasse, schliesst er, dass dieselbe einen besonderen Drüsentypus bilde, „que nous avons designé sous le nom de glande en tube composé et qui est si constant chez les Oiseaux". Diese Form zeige sich „beaucoup plus développée chez les Chelonenus; M. Mac Leod l'à constatée sur la glande de Harder de différents oiseaux, sur les glandes à venin des Serpents; enfin la glande superanale etudiée par M. R. Blanchard, pouis par nous".

Orlandi hingegen schliesst, dass die Bürzeldrüse aus zahlreichen zusammengesetzten Drüsen hervorgeht, deren Ausführungsgang an Länge zurückgegangen ist, während sich die zu Schläuchen gestalteten Verzweigungen entwickelt haben, da er nämlich beobachtet hat, dass die Drüsenschläuche nicht direkt in die zentrale Höhle einmünden, sondern durch Vermittlung einiger Gänge, die Verfasser als Hauptgänge bezeichnet und die auf die Verschmelzung mehrerer Drüsenschläuche zurückzuführen sind.

Die Entwicklung ist von Kossmann und Orlandi einzig beim Huhn studiert worden und, wie wir später sehen werden, stimmen dieselben in den allgemeinen Zügen überein. Pilliet

gibt nur einige summarische Mitteilungen über die Entwicklung der Drüse beim Hühnchen.

Bei Ausführung vorliegender Arbeit habe ich gesucht, so viele Vogelarten als möglich zu beobachten; weiter habe ich mich bestrebt, bei meinen Untersuchungen die besten Methoden zu verwenden, welche uns die histologische Technik liefert. Zu diesem Zweck wählte ich unter den zahlreichen Härtungs-, Färbungs- usw. Verfahren diejenigen, welche mir am geeignetsten erschienen, andere derselben erdachte ich neu. Nachstehend kurz die von mir eingeschlagene Technik. Zur Fixierung verwandte ich unterschiedslos 70 %igen Alkohol, Sublimat, Zenkersche, Folsche, Flemmingsche Lösung. Während ich zur Färbung nicht von den gewöhnlichen Methoden abging, musste ich zur Einbettung und Zerlegung der Stücke eine besondere Technik einschlagen und zwar zum Zwecke der Vermeidung einer übermässigen Härte gewisser fibröser Teile. Für die Einbettung habe ich konstant die schnelle Methode im Vakuum angewandt, und auf diese Weise eine vollkommene Durchtränkung des Stückes bei kurzem Verbleiben in der Wärme erhalten, wobei die Stücke geschmeidiger und in besserem Zustande der Erhaltung bleiben. Auf Rat von Prof. Ruffini legte ich die Stücke auch für kurze Zeit in gereinigtes Schweineschmalz ein.[1]) Zur Zerlegung derselben verwendete ich dann lange schräg an dem Mikrotom in der gleichen für Celloidin verwandten Weise angebrachte Rasiermesser.

Es ist mir so möglich gewesen, vollständige Serien sowohl von Drüsen ausgewachsener Individuen als auch von embryologischen Stücken zu erhalten und auf diese Weise wichtige Tatsachen zu beobachten. Bei dem Studium einer Art habe ich ausserdem gesucht, viele Individuen zu untersuchen und aus der Untersuchung aller einen synthetischen Schluss zu ziehen. Stets

[1]) Es ist dies ein Verfahren, welches wir seit einiger Zeit im Laboratorium verwenden. Die entwässerten und geklärten Stücke werden auf eine Stunde oder länger je nach der Dicke in gereinigtes Schweineschmalz bei 37° eingelegt; alsdann werden sie auf die gleiche Zeit in bei niedriger Temperatur (36—42°) schmelzbares Paraffin gelegt. Schliesslich werden sie im Vakuum bei 55° in dem von Picconi modifizierten Apparat Garbinis eingebettet. Die Stücke fibröser Teile werden dadurch erheblich geschmeidig gemacht. Auch Kossmann fügte, um die Brüchigkeit des Einbettungsparaffins zu verhüten, ein Drittel Fett hinzu.

habe ich die Untersuchung der Drüse vorgenommen, indem ich sie sowohl in Längsrichtung wie in Querrichtung zerlegte und die erhaltenen Schnitte in Serien ordnete.[1])

Gallus gallus[2])

Die Drüse ist ziemlich umfangreich. Sie liegt entsprechend den letzten Kaudalwirbeln in der Dicke des subkutanen Fettpolsters, in dem sie vollkommen verborgen ist. Von aussen sieht man nur eine leichte Erhöhung der Region, aus deren Mitte sich ein kleiner Vorsprung erhebt, auf dessen Kuppe die Ausführungsgänge der Drüse nach aussen münden und der ganz das Aussehen einer kleinen Zitze hat. Diese ist länglich, leicht konisch, bisweilen zweiteilig und an der Spitze mit einem Federbüschelchen ausgestattet. Die sie bekleidende Haut ist glatt und zart und dieses Aussehen der Epidermis erhält sich für eine gewisse Strecke um die Basis der Zitze herum, wo sich so eine Art Hof bildet. Ausser durch die Kontinuität der Zitze mit der Haut wird die Drüse festgehalten durch starke Bindegewebssepten, die, besonders gegen die Zitzenbasis hin, ihre tief gelegene Fläche an die letzten Kaudalwirbel anhängen.

Herausgeschält erscheint sie in der Form einer kleinen rundlichen, im vorderen Teil zweilappigen, glatten Masse von gelblicher Farbe, welche sich nach hinten in die Zitze fortsetzt. Führt man einen Schnitt durch ihre ganze Dicke, so findet man,

---

[1]) In diesen meinen Untersuchungen habe ich mich nicht ausdrücklich mit der Physiologie und Biochemie der Drüse und ihres Sekrets befasst. Für wen es jedoch Interesse haben könnte, erwähne ich, dass physiologische Versuche ausgeführt wurden von Philipeaux, Goubaux, Bert, welche bei verschiedenen Vögeln die Bürzeldrüse mit recht verschiedenem Resultat exstirpierten, insofern als sie in einigen Fällen Alterationen im Gefieder erhielten, die in anderen ausblieben. Ich für meinen Teil, unterzog dieser Behandlung zwei junge Hühner (drei Monate alt), jedoch mit vollkommen negativem Erfolg. Was die chemische Zusammensetzung des Sekretes angeht, so haben wir, abgesehen von der alten Analyse Chevreuils, die von de Jonge und in neuerer Zeit die in dem Lehrbuch von Bottazzi mitgeteilte und die von Röhman.

[2]) Ich beschreibe zuerst die Drüse des Huhns, insofern ich sie, da ich an ihr die ausgedehntesten Untersuchungen ausgeführt habe, zum Vergleich mit den übrigen Arten heranziehen kann. Diese folgen sich dann nach der in dem Lehrbuch der Zoologie von Emery angegebenen Klassifikation; ihre Nomenklatur ist die in dem ornithologischen Atlas von Arrigoni gebrauchte.

dass die Mitte eingenommen wird durch zwei unregelmässige Höhlen, welche mit einer zuerst öligen, dann dicken, wachsartigen Flüssigkeit, dem Sekretionsprodukt, angefüllt sind. Nach hinten verjüngen sich die beiden Höhlen und münden vermittels zweier Ausführungsgänge nach aussen. Die Wände der Höhlungen sind von einer grossen Anzahl Zwischenwände durchzogen, welche durch Verflechtung untereinander eine grosse Anzahl Gruben von äusserst verschiedener Gestalt und Tiefe begrenzen. Das Ganze gleicht der Innenfläche der Herzventrikel. Um die Höhle herum liegt eine dicke Schicht von Drüsensubstanz.

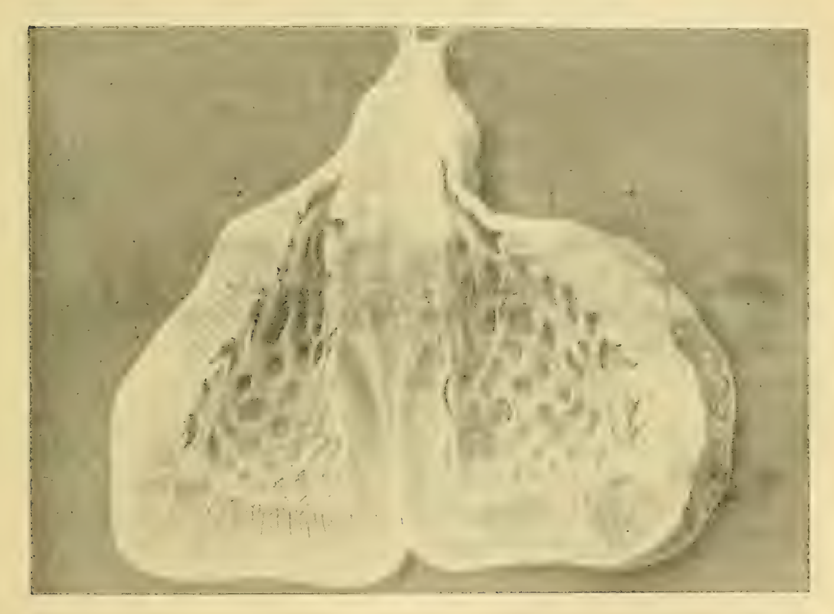


Fig. 1.

M i k r o s k o p i s c h e U n t e r s u c h u n g. An einem Längsschnitt sieht man, dass die Drüse aus zwei wohl unterschiedenen, obschon eng aneinander gedrängten Lappen besteht (K o s s m a n n, O r l a n d i). Ein jeder Lappen zeigt sich in Form einer rundlichen Tasche in dem vorderen Teil, wo er mit blindem Boden endigt, verjüngt nach hinten, wo er sich in einen Ausführungsgang fortsetzt. Die Wandung wird aussen gebildet durch eine kräftige Faserhülle, innen durch eine Schicht von Drüsensubstanz, deren Dicke gegen den blinden Boden ein Maximum erreicht

und je mehr sie sich dem Ausführungsgang nähert, allmählich abnimmt (Tafel XI, Fig. 1). Die Drüsensubstanz besteht aus einer grossen Anzahl einfacher Schläuche die mit den blinden Enden in unmittelbarer Berührung stehen mit der Faserhülle, gegen die Höhlung hin in mehr oder weniger grosse Einsenkungen münden, welche nichts anderes sind als die mit blossem Auge auf den Wandungen der Höhlung bemerkten Einsenkungen.

Die Anwesenheit dieser Einsenkungen gibt der innersten Zone der Drüsenschicht ein von dem der äusseren sehr verschiedenes Aussehen. Diese besteht einzig aus regelmässig in der schon erwähnten Weise angeordneten Schläuchen und wir können sie als Schlauchabschnitt bezeichnen. Die innerste Zone wird gebildet durch Trabekel und unregelmässige Scheidewände, welche zwischen sich ausgebuchtete Zwischenräume begrenzen: wir können sie Schwammabschnitt nennen. Diese Unterscheidung der Drüsensubstanz in zwei Abschnitte hat eine gewisse Bedeutung nicht nur inbezug auf die Form sondern auch in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht und gestattet uns, einigen Erscheinungen, deren Interpretation meiner Ansicht nach nicht exakt gewesen war, ihre rechte Würdigung angedeihen zu lassen. Den Beobachtern, die mir vorausgegangen sind, namentlich Orlandi war die Anwesenheit dieser Einsenkungen, die sich mehr oder weniger tief in die innersten Schichten des Drüsengewebes einschieben, nicht entgangen. Da sich Orlandi jedoch auf die Untersuchung mikrotomischer Schnitte beschränkt hatte, erklärte er sie als echte Ausführungsgänge, von denen sich zahlreiche Drüsenschläuche abtrennen sollten. Er kam deshalb zu dem Schluss, dass „die Drüsenschläuche nicht als selbständig anzusehen seien, sondern als Teile einer grossen Zahl multipler Drüsen, welche alle zusammen sich zur Bildung einer definitiven Masse vereinigen". Obschon im Grunde genommen dieser Schluss richtig ist, so muss doch darauf aufmerksam gemacht werden, dass die vermeinten gemeinschaftlichen Ausführungsgänge oder Hauptgänge, wie sie Orlandi nennt, ganz und gar keine Gänge sind, sondern weite Gruben, die, wie wir sehen werden, nichts weiter sind als ein geringer Rest der Gänge selbst. Dazu sind die Wandungen dieser Einsenkungen mit einem Epithel ausgekleidet, welches alle Eigenschaften des Drüsenepithels besitzt. Deshalb halte ich es nicht für richtig, zwischen Drüsenschläuchen

und Grubenwandungen jenen Unterschied zu machen, welcher zwischen Drüse und Ausführungskanal besteht. Es ist vielmehr dieser schwammige Teil mit dem Drüsengewebe in Verbindung zu bringen.

Was nun die feinere Struktur dieser Teile angeht, so werden wir die Schläuche, die Trabekel des Schwammabschnittes, die Kapsel und die Zitze gesondert untersuchen.

Im Querschnitt erscheinen die Schläuche eng untereinander zusammengepackt und von polygonalem Aussehen: sie sind getrennt durch wenig schlaffes Bindegewebe, das von der Faserkapsel herkommt und in dem zahlreiche Blutgefässe und Nervenfasern verlaufen. Dieses Bindegewebe geht leicht bei den verschiedenen Manipulationen auseinander und erscheint alsdann gebildet aus einer feinfibrillären Grundsubstanz und einer gewissen Menge Zellen, von denen einige sich eng an die Schlauchwände anschmiegen.[1]) Doch ist dieses Aussehen des Bindegewebes in dem Schlauchabschnitt ein ganz und gar künstliches Produkt. In den Präparaten der in Celloidin eingebetteten Stücke, in denen die Beziehungen in höherem Grade erhalten werden, stehen die Schläuche in unmittelbarer Berührung untereinander und das Bindegewebe erscheint als ein dünner Zwischenstreifen. Jeder Schlauch besteht aus einer Basalmembran und einem Epithel. Die Anwesenheit der ersteren habe ich an einigen Präparaten von hyperfixierten Stücken wahrnehmen können, bei denen das Epithel sich losgelöst hatte, dabei die Basalmembran in Form einer äusserst dünnen Lamelle freilassend.

Das Epithel besteht aus vielen Schichten mit verschiedenem Charakter ausgestatteter Zellen. Die tiefst gelegenen Zellen sind klein von meistens dreieckiger Form, die gemäss der Schlauchachse etwas platt gedrückt sind. Sie besitzen einen kleinen chromatinreichen Kern: das Protoplasma ist verhältnismässig spärlich und körnig und die Zelle hat im ganzen eine dunkle Färbung. Hier und da finden sich in dieser Schicht karyokinetische Bilder, die jedoch infolge des geringen Umfangs der

---

[1]) Durch einige Eigenschaften ähneln diese Zellen den Korbzellen, die von Boll bei der den Drüsen eigenen Membran beschrieben und jüngst von Lacroix in der Brustdrüse aufgefunden worden sind. Da es mir jedoch nicht gelungen ist, sie frei zu erhalten durch Dissociation, kann ich nicht genau bestimmen, welches ihre Form und ihre Bedeutung ist.

Kerne und der dunklen Färbung der Zellen selbst wenig in die Augen fallend sind. Es ist also diese unterste Schicht die Keimschicht. Mehr nach der Oberfläche hin werden die Zellen umfangreicher, heller, gut untereinander abgegrenzt (Taf. XII, Fig. 4). Der Kern ist gross, vesikulär, arm an Chromatin. Das reichliche Protoplasma war bisher beschrieben als feinkörnig. Dasselbe zeigt sich hingegen gebildet durch ein höchst zierliches Netzwerk mit einer grossen Anzahl polygonaler Maschen von schematischer Regelmässigkeit, welche kleine offenbar mit einem metaplasmatischen Produkt angefüllte Räume umschreiben (Taf. XI, Fig. 2). Dieses Netzwerk, dessen Anwesenheit nur mittelst geeigneter Fixierungen zu gewahren ist, färbte sich diffus mit den Protoplasmafarben und nach allen seinen Eigenschaften zeigt es sich gebildet durch Protoplasmafäden.

In den Zellen der oberflächlichen in direkter Berührung mit dem Lumen des Schlauches stehenden Schichten bemerkt man Anzeichen tiefgehender Degeneration. Während in der Tat die Zellform sich ziemlich erhält, schrumpft der Kern zusammen, zerstückelt sich und man bemerkt die Überreste desselben im Lumen des Schlauches. Auch das Protoplasma verändert sich, das Netzwerk verschwindet allmählich und die Zellen verschmelzen schliesslich zu einer formlosen Masse.

Was die Natur der im Innern der Zellen beobachteten Sekrettropfen angeht, auf deren Anwesenheit das netzartige Aussehen des Protoplasma zurückzuführen ist, so sind dieselben, teilweise wenigstens, fettiger Natur. In der Tat färben sie sich bei Berührung mit Osmiumsäure intensiv schwarz und sind, teilweise wenigstens, in Äther, Xylol usw. löslich. Wegen des ausserordentlichen Reichtums des Organs jedoch an Fett erschöpfen sich die Osmiumflüssigkeiten rasch und die Reaktion kann ganz und gar ausbleiben oder nur zum kleinsten Teil vor sich gehen. Eben dies ist der Grund, der Pilliet dazu führte, den obenerwähnten Granulationen die Fettnatur abzusprechen. Doch verhalten sich die Granulationen der verschiedenartigen Zellschichten den Reagentien gegenüber nicht gleichmässig. Während ich in der Tat in den oberflächlichen Schichten sehr häufig Schwärzung der Fettropfen erhalten habe, ist mir dies bei denen der tiefliegenden Schichten nicht gelungen (Taf. XI, Fig. 4), für die wir also eine verschiedene chemische Konstitution annehmen müssen.

Welches dieselbe sein möge, ist mir nicht gelungen festzustellen. So viel Färbungen ich auch versucht habe, so haben die Tropfen sich doch konstant farblos und gänzlich durchsichtig erhalten. Gleich Winkler und Schrötter habe ich keine Eleïdintropfen darin angetroffen.

Kurz zusammengefasst, können wir also in dem Epithel drei Hauptschichten unterscheiden. Eine tief gelegene mit einer oder zwei Reihen kleiner in Vervielfältigung begriffener Zellen: die Keimschicht. Eine zweite mittlere Schicht, deren Zellen gross werden und die in ihrem Innern ein reichliches Sekretionsmaterial enthalten, welches jedoch noch nicht Fett ist, sondern eine Art präadipöser Substanz darstellt. Sie besteht aus zahlreichen Zellreihen und wir können sie ohne weiteres als Mittelschicht bezeichnen. Endlich eine oberflächliche Auflösungsschicht, deren Zellen die Merkmale der Zerstörung zeigen und bei denen die Anwesenheit von Fettropfen im Innern der Zellen selbst vollkommen ersichtlich ist.

Die nach Form und Umfang unregelmässigen Trabekel sind bekleidet mit einem Bindegewebsbalkenwerk und einem Bekleidungsepithel. Das Bindegewebe ist eine Abstammung des intertubulären Bindegewebes, in das es sich direkt fortsetzt. Es ist schlaff und reich an Gefässen. Das Bekleidungsepithel ist seiner Struktur nach nicht von dem der Drüsenschläuche verschieden und es lassen sich an ihm die drei Schichten: Keimschicht, Mittelschicht, Auflösungsschicht unterscheiden. Die oberflächlich gelegenen Zellen enthalten auch hier Fettropfen und nehmen an der Sekretbildung lebhaften Anteil.

Die Faserhülle bildet zwei Arten von enganeinander gedrängten Säckchen (Kossmann, Orlandi) die nach hinten mit dem Zäpfchen verbunden sind. Die Dicke der Kapsel ist grösser nach dem blinden Grund hin als gegen die Verengerung des Drüsenlappens. Sie besteht aus mehreren Schichten von bündelförmigem Epithel, dessen Bündel sich in verschiedenartiger Richtung untereinander verflechten. Von der äusseren Fläche gehen zahlreiche Bindegewebsbündel aus, die zur Fixierung des Organs dienen: von der Innenfläche trennen sich dünne Scheidewände ab, die dann das intertubuläre Bindegewebe und das Balkenwerk der Trabekel bilden. Medialwärts treten die Fasersäckchen untereinander in Berührung, doch bleiben die beiden Wände

deutlich unterschieden und sind durch etwas schlaffes Bindegewebe getrennt, in dem Gefässe in sagittalem Sinne verlaufen. Dieses Verhältnis dauert an bis an die Basis des zitzenförmigen Zäpfchens, wo die Tunicae infolge der Verjüngung des Lappens von einander abrücken und durch ein Fettläppchen getrennt sind. Gleichzeitig verdünnen sich die Faserscheiden mit dem allmählichen Annähern an die Basis der Zitze und verschwinden schliesslich fast gänzlich. Von verschiedenen Autoren (Kossmann, Orlandi) werden in diesen Häuten reichliche glatte Muskelfasern beschrieben. Ihre Anwesenheit ist jedoch auf das zitzenförmige Zäpfchen und die Verengerung des Lappens beschränkt; dazu bilden sie keinen integrirenden Teil der Tunicae selbst, sondern sind mit einer besonderen Anordnung in Bündel vereinigt. Der Drüsenkörper und der blinde Boden schliesslich sind derselben vollkommen bar. Die Faserhülle ist hingegen ausserordentlich reich an elastischen Fasern.

Zitze. Ich bezeichne in dieser Weise jenen kleinen konischen Wulst, der über die Drüse emporragt und durch die Vereinigung der beiden Ausführungsgänge gebildet wird, die ihm in seiner ganzen Länge durchziehen und auf der Kuppe inmitten eines Federbüschelchens nach aussen münden. Dieselbe hat eine sehr komplexe Struktur. Aussen mit einer dünnen, glatten und haarlosen Hautschicht bedeckt, ist sie zum grössten Teil durch schlaffes, fettreiches Bindegewebe gebildet, in dem die beiden Ausführungsgänge mit ihren Häuten versenkt liegen. Diese haben einen parallelen Verlauf und ihre Wandung ist gebildet durch ein Bekleidungsepithel und durch eine darunterliegende Bindegewebsschicht, das etwas verdichtet ist. Das Epithel setzt sich oben in die Epidermis fort und behält eine gewisse Strecke lang deren Eigenschaften bei: es ist ein Pflasterepithel mit wenigen Lagen von Zellen, von denen die oberflächlichsten in Verhornung begriffen sind. Nach unten hin nimmt es an Dicke zu und die oberflächlichen verhornten Schichten beginnen zu verschwinden. In der bisher glatten Wand erscheinen Längsausbiegungen, auf deren Grund das Epithel anfängt die Eigenschaften des Drüsenepithels anzunehmen, bis sich dort echte secernierende Schläuche bilden. Die Bindegewebshaut ist sehr dünn und nichts weiter als die Fortsetzung der derben Drüsenhaut. Oben setzt sie sich in das Hautderma fort.

Um die Ausführungsgänge herum liegt eine gewisse Menge glattes Muskelgewebe, welches man in zwei Gruppen unterscheiden kann. Die erste ausschliesslich auf die Zitze beschränkte besteht aus zahlreichen kontraktilen Faserzellenbündelchen, welche um die beiden Ausführungsgänge herum einen gemeinschaftlichen Gurt bilden. Innen von diesem befindet sich ein zweiter Muskelring, der einem jeden Ausführungsgang eigen ist und unmittelbar in Berührung mit ihrer Wand steht. In den Zwischenräumen zwischen diesen Muskelschichten finden sich einige Bündelchen mit längsgerichtetem Verlauf (Taf. XI, Fig. 5). Das zweite Muskelsystem nimmt hauptsächlich die Verengerung eines jeden Lappens ein und entspricht der haarlosen Hautzone, die die Basis der Zitze umgibt. Auch hier bilden die Muskelfasern einen äusseren Ring, welcher die Verengerung beider Lappen umgibt und einen inneren, der einem jeden derselben eigen ist. Einige spärliche Bündelchen schieben sich nach unten gegen den Lappenkörper vor. Sowohl die eine Muskelgruppe wie die andere hat mit der Faserkapsel nur eine Contiguitätsbeziehung, da sie auf ihrer äusseren Fläche nur aufgelegt sind. Mit ihren Enden jedoch inserieren sich zuweilen die einzelnen Muskelbündelchen auf derselben. Was die Wirkung dieser beiden Muskelgruppen angeht, so stehen wir zweifellos vor zwei antagonistischen Muskeln. Das auf die Zitze beschränkte System ist ein echter Schliessmuskel. Das System des Hofes hingegen vermindert mit seiner Kontraktion die Weite der Drüsenhöhlung, wodurch die Entleerung des Sekrets verursacht wird: es ist also ein Detrusormuskel. Gleich der Kapsel ist auch die Zitze äusserst reich an elastischen Fasern. Dieselben sind am reichlichsten im Hautderma und in der Bindegewebshaut der Ausführungsgänge. Sie haben die verschiedenartigste Richtung und bilden durch Kreuzung untereinander Netze von einem ausserordentlichen Reichtum. Obgleich spärlicher, finden wir sie auch in dem schlaffen Bindegewebe und zwischen den Muskelbündelchen verstreut. Ja sie versorgen diese sogar mit echten Sehnchen, welche sich auf der einen Seite in Kommunikation setzen mit den kontraktilen Muskelfaserzellen, auf der anderen sich entweder in dem Derma oder in dem Bindegewebe der Wand der Ausführungsgänge ausfransen und an der Bildung des dort beschriebenen Netzes Teil nehmen. Auch in der Dicke der

Faserkapsel der Drüse bilden die elastischen Fasern äusserst reiche Netze.

Gefässe und Nerven. Wie zuerst Kossmann bei der Ente und dem Huhn wahrnahm, wird die Bürzeldrüse durch einige Äste der Arteria caudae versorgt, welche zusammen mit den entsprechenden Venen zwischen den Apophysen der ersten Schwanzwirbel hindurchgehen. Diese Äste sind im allgemeinen in Dreizahl für jede Seite und gelangen zur Drüse, indem sie durch eine Art zwischen dem M. spinalis caudae und dem M. levator rectricium gelegenen Rinne hindurchgehen. Die Gefässe durchbrechen schräg die Faserhaut und teilen sich, zwischen den Schläuchen angekommen, in eine grosse Menge von Ästchen, die dadurch, dass sie sich untereinander anastomosieren, um die Schläuche herum ein äusserst reiches Capillarnetz bilden (Taf. XIIa, Fig. 1). Von diesem trennen sich hier und da Capillarschlingen ab, welche für eine gewisse Strecke in die Dicke des Epithels eindringen, indem sie die Basalschichten desselben vor sich herschieben. Diese bei der Taube äusserst reichlichen Schlingen sind beim Huhn sehr selten und auf den dem Ausführungsgang nahe gelegenen Teil beschränkt.

Die Nerven stammen zum Teil aus dem Rückenmark und haben einen dem der Gefässe ähnlichen Verlauf. An der Drüse angekommen, durchbrechen sie die Faserkapsel und bilden zwischen den Schläuchen ein äusserst reiches Netz von dünnen myelinfreien Fasern (Taf. XI, Fig. 3a), welche, ausgestattet mit einem vorliegend längsgerichteten Verlauf, sich wiederholte Queranastomosen zuschicken. Obschon hier und da einige Erscheinungen sich vorfinden, welche es annehmen lassen, ist es mir nicht möglich gewesen in absoluter Weise festzustellen, ob von diesem Netz sich intraepitheliale Fäden abtrennen.

Anas var. domestica.

Die Bürzeldrüse ist bei der Ente enorm ausgebildet. Von aussen bemerkt man nur die Zitze, die kurz, dick, leicht in sagittalem Sinne komprimiert ist. Die rundliche Kuppe ist mit etwas Flaum versehen und zeigt die Öffnungen von zwei Ausführungsgängen in Form von zwei schräg nach innen und hinten gerichteten Spalten. Die beiden die Drüse bildenden Lappen sind deutlich untereinander unterscheidbar und haben das Aussehen

von zwei zylindrischen Körpern, die, nach vorn voneinander abgerückt, sich gegen die Basis der Zitze hin vereinigen, indem sie einen nach vorn offenen Winkel einschliessen. Die Zitzenachse bildet mit der Achse der Lappen einen fast rechten Winkel.

Jeder Lappen ist in seiner ganzen Länge von einem wenig in die Augen fallenden, gewundenen Kanal durchzogen, der sich in die Ausführungsgänge fortsetzt und der centralen Höhlung entspricht. Um die Höhle herum liegt eine reichliche Schicht Drüsengewebe, die nach aussen durch eine dünne Faserhaut begrenzt wird. Das Drüsengewebe besteht aus einfachen, schräg von dem Grund des Lappens nach dem Ausführungsgang ziehenden Schläuchen (Kossmann) und kann in zwei Zonen eingeteilt werden. Eine äussere, die einzig durch regelmässig parallel zu einander angeordnete Schläuche gebildet wird. Eine innere von mehr oder weniger grossen Zwischenräumen durchzogene, die, mit der gleichen Richtung der Schläuche ausgestattet, mehr oder weniger tief in das Drüsengewebe eindringen. Diese Zwischenräume, die nichts weiter als Verästelungen des centralen Ganges sind, werden begrenzt durch unregelmässige Scheidewände und in sie münden, mehr oder weniger zahlreich, die Drüsenschläuche. Man hat also auch bei der Ente einen von dem Schlauchabschnitt unterschiedenen Schwammabschnitt.

Die Drüsenschläuche sind wie beim Huhn im allgemeinen einfach, nur selten zeigen sie gegen das blinde Ende hin eine Spur von Gabelung. Sie sind eng untereinander zusammengedrängt und von polygonalem Durchschnitt. Das Epithel besteht aus mehreren Zellreihen und wir können in ihm die beim Huhn beobachteten Schichten unterscheiden. Das heisst, eine tief gelegene Schicht kleiner, dunkler, in Vervielfältigung begriffener Zellen. Eine Mittelschicht von grossen polygonalen Zellen, deren reichliches Protoplasma zierlich netzförmig ist, und eine oberflächliche Schicht, deren Zellen reich an Fett sind und in Auflösung begriffen. Aussen von dem Epithel bemerkt man die Basalmembran.

Die Trabekel des schwammigen Teiles sind bedeutend ausgebildeter als beim Huhn und zeigen sich in Form von Septa, welche weit in die Lappenhöhlung geöffnete Zwischenräume einschliessen. Sie sind gebildet durch ein Bindegewebsbalkenwerk und mit einem Epithel bekleidet, das, obschon es etwas dünner

ist als das der Schläuche, alle wesentlichen histologischen Eigentümlichkeiten desselben bietet.

Die Faserhaut bildet um einen jeden Lappen eine Hülle, die gänzlich von der des entgegengesetzten Lappens unterschieden ist. Sie ist viel dünner als beim Huhn und wie bei diesem besteht sie ausschliesslich aus Bindegewebe. Von der Aussenfläche aus sendet sie Faserbündel zwischen die umliegenden Organe: von der inneren Fläche gehen zahlreiche, dünne Septa ab, welche sich zwischen die Drüsenschläuche hinein erstrecken, diesen das Stützbindegewebe liefern und das Gerüst des Schwammabschnittes bilden. Hier und da jedoch nehmen diese Septa eine gewisse Dicke an und bilden, indem sie sich in die Drüse einschieben, darin eine sekundäre Sacculation. Diese Erscheinung ist jedoch stets von geringer Bedeutung und hat nicht den mindesten Einfluss auf die Gestaltung des Organs.

Die Zitze ist kurz und dick und bildet mit der Achse der Lappen einen ungefähr rechten, oben offenen Winkel. Sie ist überzogen mit einer dünnen, glatten und haarlosen Hautschicht, die jedoch mit einem ziemlich ausgebildeten Derma ausgerüstet ist. Längs der Längsachse liegen, in abundantem, fettreichen, schlaffen Bindegewebe eingebettet, die Ausführungsgänge. Sie sind bekleidet mit einem Epithel, das oben die Charaktere des Hautbekleidungsepithels besitzt, in das es sich fortsetzt, und wie dieses ist es ein dünnes, geschichtetes Pflasterepithel, in Aufblätterung begriffen. Unten nimmt es infolge des Verschwindens der Hornschichten und einer allmählichen Dickenzunahme die Eigenschaften des Drüsenepithels an. Innen wird dieses Epithel verstärkt durch eine etwas verdichtete Bindegewebsschicht, die von der Faserkapsel herkommt.

Querquedula circia L.

Obschon in kleineren Proportionen, erinnert die Bürzeldrüse der Querquedula stark an die der Anas: im Verhältnis zu der Grösse des Vogels ist sie gleichfalls sehr ausgebildet. Die beiden länglichen Lappen sind vorn auf eine gewisse Strecke getrennt untereinander. Hinten vereinigen sie sich zur Bildung einer kurzen, dicken Zitze, die auf ihrer Spitze mit einem reichlichen Büschel sehr weicher Federn versehen ist. Die Drüse liegt ganz und gar in dem Fett der Region verborgen.

Ein jeder Lappen der Drüse besitzt einen Ausführungsgang, welcher in eine Höhlung führt, welche in Form eines engen gewundenen Kanals die Achse des Lappens durchzieht. Sie ist auf allen Seiten vom Drüsengewebe umgeben und genauer durch die Schwammportion. In der Tat beobachtete man, dass an den Wänden des Hohlraumes sich zahlreiche breite, mit denen des Huhns vergleichbare Grübchen befinden, deren Scheidesepta sich in die Höhlung einschieben und den grössten Teil derselben einnehmen. Dieselben sind fast vollständig mit Drüsenepithel überzogen. Der Schlauchteil ist gleichmässig um die Schwammportion herum angeordnet. Die Schläuche sind wie bei der Ente orientiert und haben die gleiche, bei dieser beobachtete Struktur. Wie gesagt, schiebt sich ihr Epithel auf die Septa, den grössten Teil derselben bekleidend: auf der Spitze jedoch befindet sich ein geschichtetes Pflasterepithel.

Bei einem Vertreter dieser Art habe ich auf der Dorsalfläche eines der Lappen eine interessante Disposition beobachtet Längs der Mediane dieser Fläche des Lappens bemerkte man eine Längsfurche, in die die Faserkapsel sich internierte, wobei sie die blinden Enden der Schläuche etwas von einander abrückte und zwischen sie ein dünnes Längsseptum einschob. Diese Anordnung, die ich, obschon weniger ausgeprägt, bei anderen gefunden habe, kann als die Linie bezeichnend angenommen werden, längs der die Verlötung der Lefzen der Einsenkungen stattgefunden hat, aus denen die Drüsenlappen hervorgegangen sind.

Die Ausführungsgänge sind weit und ihre Wandung ist von Längsfalten durchzogen. Dieselbe ist ausgekleidet durch ein sehr dünnes, geschichtetes Pflasterepithel, das aussen durch eine Schicht von verdichtetem, aus der Lappenkapsel stammendem Bindegewebe verstärkt ist. Das Lumen der Ausführungsgänge nimmt das Zentrum der Zitze ein, die sehr dick ist und nach der Basis hin einige Drüsenschläuche aufnimmt, die sich in dieselbe von der dorsalen Seite des entsprechenden Lappens einschieben. Die Anwesenheit derselben bewirkt, dass unten das Lumen des Ausführungsganges auf eine kleine Querspalte zurückgeht. Die die Zitze bekleidende Cutis ist sehr dünn und von der Wand der Ausführungsgänge durch reichliches. schlaffes Bindegewebe getrennt, in dem die Follikel der die Kuppel besetzenden Federn eingebettet liegen.

Tinnunculus tinnunculus L.

Auch beim Turmfalken ist die Drüse recht gross, rundlich, über die Hautoberfläche hervorragend, ausgestattet mit einer kurzen zylindrischen, an der Spitze zweilappigen und mit einem Federbüschelchen versehenen Zitze.

Die beiden Lappen der Drüse sind eng aneinander gedrängt und die beiden Kapseln verschmelzen an der Berührungsstelle zu einer einzigen sagittalen Scheidewand. Jeder Lappen besitzt im Zentrum eine kleine Höhlung, die an den Schnitten in Form eines gewölbten Zwischenraumes mit unterer Konkavität erscheint. Dieses Aussehen ist auf den Umstand zurückzuführen, dass die Drüsenschicht, die die untere Fläche der Höhlung auskleidet, eine halbkugelige, in diese hineinragende Erhebung bildet; die dorsale Schicht hingegen bildet eine Art Kuppel. Das Drüsengewebe bildet im übrigen um die Höhlung herum eine beinahe gleichmässige Schicht und besteht aus Drüsenschläuchen, die in der Nähe ihres blinden Endes häufig eine Spur von Gabelung zeigen. Das Epithel ist sehr dick und nimmt fast vollständig den Hohlraum des Schlauches ein, dessen Lumen auf eine dünne Ritze reduziert ist, oft mit einem Sekret angefüllt, welches ausserordentlich reich an einem bräunlichen Farbstoff ist. Durch seine Eigenschaften ist das Epithel der Drüsenschläuche sehr ähnlich dem des Huhnes. In unmittelbarer Berührung mit den Wänden der Höhlung besteht eine kleine Schwammportion, deren Zwischenwände vollkommen mit Drüsenepithel bekleidet sind.

Die Zitze ist von zwei Ausführungsgängen durchzogen, die auf der Spitze der Zweilappung derselben nach aussen münden. Ihre Innenfläche ist ausgekleidet durch ein geschichtetes Pflasterepithel und von zahlreichen Längsfalten durchzogen, die mit ihrer Annäherung an die Drüse sich mehr und mehr vertiefen und allmählich in Drüsenschläuche übergehen. Der Übergang zwischen Bekleidungsepithel und Drüsenepithel erfolgt unmerklich. Die Faserkapsel ist sehr dünn und setzt sich in der Zitze in die Epidermis fort. Kontraktile Muskelfaserzellen fehlen gänzlich.

Larus ridibundus L.

Die Glandula uropygii der Möwe besteht aus zwei länglichen, eng untereinander verbundenen Lappen und ist im ganzen

genommen, recht ausgebildet. Die Zitze ist dick, konisch und auf der Kuppe mit einem Federbüschelchen ausgestattet. Die Ausführungsgänge in Zweizahl münden nach aussen vermittelst zweier Öffnungen, die die Kuppe der Zitze einnehmen. Sie sind weit und rundlich. Auf einer äusserst kurzen Strecke erhalten sie sich einfach, insofern von ihren Wänden weite sekundäre Gänge abzugehen beginnen, die dadurch, dass sie sich ihrerseits wiederholt weiter teilen, zu einer grossen Anzahl von sekundären Gängen führen, die voneinander durch dünne Scheidewände getrennt sind. Die Anwesenheit dieser sekundären Gänge, die allseits von dem Hauptausführungsgang abgehen, bewirkt, dass die zentrale Höhlung fast gänzlich fehlt. Im Zentrum eines jeden Lappens bemerkt man jedoch, dass die Scheidewände der Ausführungsgänge sich verjüngen und grossen Teils verschwinden. wodurch man einen Anfang der Bildung einer von jeglicher Scheidewand freien Sammelhöhlung bekommt.

Die Drüsenschläuche beginnen von der ventralen Seite her zu erscheinen und münden in kleinen Gruppen (2—3) in den Boden der sekundären Gänge. Sie sind radial gegen das Zentrum gerichtet und bilden in ihrer Gesamtheit eine stärker auf der ventralen Seite ausgebildete Schicht. Inbezug auf ihre Struktur sind sie denen des Huhnes sehr ähnlich und zeigen sämtliche Eigentümlichkeiten derselben. Ihr Epithel setzt sich eine gewisse Strecke lang auf der Wandung der Ausführungsgänge fort, um den den Drüsenschläuchen anliegenden Teil derselben zu bekleiden, welcher vollständig der Schwammportion des Huhnes entspricht. Dahingegen ist der der Sammelhöhlung nächst gelegene Teil der sekundären Gänge mit einem dünnen, geschichteten Pflasterepithel bekleidet.

Die Faserhaut bildet eine für einen jeden Lappen unabhängige Hülle. Von der Innenfläche sendet sie ausser den gewöhnlichen dünnen Septa zwischen die Schläuche weitere dickere aus, die fast ein sekundäres Läppchen inmitten der Drüse bilden. Mit der Annäherung an die Zitze verschwindet die Faserhaut fast gänzlich. Die Zitze ist dick und fast ganz und gar eingenommen durch die weiten Ausführungsgänge, deren glatte Wand mit einem dünnen geschichteten Pflasterepithel bekleidet ist, das durch eine dünne Bindegewebsschicht verstärkt wird. Dasselbe steht fast in unmittelbarer Berührung mit der

die Zitze bekleidenden Cutis, da es nur durch die Federbälge von derselben getrennt ist.

Pavoncella pugnax L.

Im Verhältnis zur Grösse des Individuums ist die Bürzeldrüse stets recht klein. Wie bei den bisher untersuchten Arten besteht sie aus zwei deutlichen Lappen und ist mit einer kurzen, an der Kuppe mit zartem Flaum überzogenen Zitze versehen. Jeder Lappen besitzt einen sehr breiten Ausführungsgang, der in eine kleine zentrale Höhlung führt. Auch bei Pavoncella entspringen aus den Wänden des Ausführungsganges und der zentralen Höhlung zahlreiche weite und tiefe sekundäre Gänge, in einen jeden von denen eine gewisse Anzahl Drüsenschläuche einmünden: bei der Pavoncella sind also gleichfalls jene Septa, die beim Huhn die Schwammportion bilden, stark entwickelt und bis zu einem gewissen Punkt bewahren sie auch deren Struktur. In der Tat bestehen sie aus einem Bindegewebsbalkenwerk und einer Epithelbekleidung, welche gegen die Schläuche hin sämtliche Eigenschaften des Drüsenepithels zeigt, gegen die Kuppe hin dagegen geht es allmählich in ein dünnes, geschichtetes Pflasterepithel über, das dem ähnlich ist, welches die Innenfläche der Ausführungsgänge auskleidet.

Die Drüsenschläuche besitzen dieselbe Struktur und dieselbe Anordnung wie die der Möwe, noch zeigen sie irgend welche bemerkenswerte Eigentümlichkeit. Die Faserkapsel ist nicht sehr ausgebildet, bildet aber für jeden Lappen eine deutliche Hülle. Man kann sie in der ganzen Länge der Zitze verfolgen, wo sie eine dem Bekleidungsepithel der Ausführungsgänge aufgelegte Bindegewebsschicht bildet, wodurch sie einen wichtigen Teil ihrer Wand ausmacht. Oben setzt sie sich ins Hautderma fort.

Die Zitze ist fast in ihrer Gesamtheit eingenommen durch die beiden weiten Ausführungskanäle, wodurch ihre Wände äusserst dünn sind und aus dem sich Anlegen der Wand der Ausführungsgänge an die Cutis hervorgehen. In dem engen Zwischenraum sitzen die Follikel der fadenförmigen, die Kuppe besetzenden Flaumfedern.

Limosa limosa L.

Die Bürzeldrüse ist ziemlich ausgebildet und besteht auch bei Limosa aus zwei seitlichen Hälften, die, vorn getrennt, sich

hinten in einer kurzen, dicken, an der Kuppe mit kleinen regelmässig um die Ausmündung eines jeden Ausführungsganges angeordneten Federn versehenen Zitze vereinigen.

Die Ausführungsgänge sind sehr weit und breit nach aussen geöffnet. Recht bald jedoch teilen sie sich weiter in eine grosse Menge sekundärer Gänge, die zuerst von der ventralen Wand, später von dem Grund und den seitlichen und dorsalen Wänden abzugehen beginnen. In einen jeden von diesen sekundären Gängen mündet eine Gruppe von Drüsenschläuchen. Bei der Limosa fehlt also vollständig eine zentrale Höhlung des Lappens. Wir finden hingegen bei ihr, dass in den Ausführungsgang eines jeden Lappens direkt zahlreiche sekundäre Ausführungsgänge einmünden, welche im Verein mit den zugehörigen Schläuchen fast eine Drüse für sich bilden; und das Organ im ganzen genommen geht nur aus der Gesamtheit aller dieser sekundären Drüsen hervor.

Diese Konstitutionsart der Drüse könnte auf den ersten Blick von den bisher untersuchten Typen sehr verschieden scheinen; wir werden sehen, dass die eine Form unschwer auf die andere zurückzuführen ist. In der Tat haben wir gesehen, dass beim Huhn an den Wänden der zentralen Höhlung zahlreiche kleine Gruben ausgehöhlt sind, in die die Drüsenschläuche einmünden und die wegen ihrer Form und weil sie mit Drüsenepithel ausgekleidet sind, wie gesagt, nicht für Ausführungsgänge im gewöhnlichen Sinne des Wortes angesehen werden können. Wir haben vielmehr ihre Scheidewände mit dem Drüsengewebe unter der Bezeichnung der Schwammportion vereinigt. Bei der Ente, der Querquedula, der Möwe haben wir dann gesehen, dass die Scheidewände der Schwammportion allmählich an Höhe zunehmen und dass ihr der zentralen Höhlung des Lappens nächst gelegener Teil eine wichtige Modifikation erfährt, insofern als er nur durch ein einfaches Bekleidungsepithel überzogen ist. Man kann alsdann von echten sekundären Ausführungsgängen sprechen, die in den Wänden der zentralen Höhlung münden, welche selbstverständlich in dem gleichen Maße, wie die Ausführungsgänge und ihre Scheidewände ausgebildeter werden, allmählich an Weite verliert. Bei der Limosa haben wir weiter nichts als eine Exageration dieser Erscheinung. Die ganze Höhlung ist durch die Scheidewände der Schwammportion invadiert worden und die sekundären Ausführungsgänge haben ihre grösste Länge erreicht.

Was die Struktur des Organs anbelangt, so besteht auch hier das Drüsengewebe aus zahlreichen sezernierenden Schläuchen, welche eine dicke und deutliche Schicht bilden Sie beginnen zuerst auf der ventralen Seite aufzutreten und sind kurz, weit und senkrecht zu der Achse des Lappens, dann werden sie länger, dünn und nehmen eine schräge Richtung gegen den Ausführungsgang an. Sie sind einfach. Ihr Lumen ist sehr unregelmässig. An einigen Stellen verschwindet es wegen der starken Dicke des Epithels fast gänzlich, an anderen hingegen, wo das Epithel schmäler ist, ist es ziemlich evident Zuweilen aber sammelt sich in dem Lumen eine solche Sekretmenge an, dass der Schlauch dadurch leicht ausgedehnt wird. Das Schlauchepithel hat dieselben Merkmale wie das bis jetzt beschriebene. Hier und da zeigt es in seiner Dicke Capillarschlingen, die wir in grösserer Zahl bei der Taube finden werden, wo sie eingehend beschrieben werden sollen.

Das intertubuläre Bindegewebe ist spärlich und eine Abstammung der Bindegewebskapsel; zentralwärts jedoch nimmt es in der Schwammportion zu. Diese ist, wie wir gesehen haben, höchst ausgebildet, entspricht aber nur zum Teil der Schwammportion beim Huhn und zwar nur mit dem den Schläuchen nächstgelegenen Teil, der mit Drüsenepithel bekleidet ist. Der oberste mit Bekleidungsepithel ausgerüstete Teil ist beim Huhn nicht vertreten. Die Faserkapsel ist dünn und bildet für jeden Lappen eine deutliche Hülle. Sie ist ausschliesslich von Bindegewebsnatur und zeigt nichts von Interesse.

Die Zitze ist mit einer Cutisbekleidung ausgerüstet, deren Derma ziemlich entwickelt ist, während hingegen das Epithel dünn und in aktiver Aufblätterung begriffen ist. In der Mitte befinden sich die beiden Ausführungsgänge, deren zuerst vollkommen glatte Wände durch ein Epithel ausgekleidet sind, welches die Eigenschaften der Epidermis hat und aussen durch eine von der Faserhaut herkommende Bindegewebsschicht verstärkt wird. Aussen von dieser Schicht bemerkt man eine gewisse Menge glatter unregelmässig angeordneter kontraktiler Muskelfaserzellen.

Scolopax rusticola.

Ausgeschält, und so habe ich sie beobachten können, erscheint die Drüse der Waldschnepfe von rundlicher, leicht

zweilappiger Form, überragt von einer langen, verjüngten Zitze, die auf der Puppe mit einem Büschelchen äusserst feiner fadenförmiger Flaumfedern versehen ist. Die beiden Hälften, aus denen die Drüse resultiert, sind aufs engste zusammenhängend. Das Zentrum der Lappen wird eingenommen durch einen engen, unregelmässigen Hohlraum. An den Wänden desselben öffnen sich zahlreiche sekundäre Ausführungsgänge, welche nichts anderes sind als die zwischen den Septa der stark ausgebildeten Schwammportion begriffenen Zwischenräume von verschiedentlicher Weite und Gestaltung, die, da sie ziemlich tief und mit einem geschichteten Pflasterepithel bekleidet sind, wirklich die Struktur der Ausführungsgänge besitzen.

Die Drüsenschläuche bilden eine kontinuierliche Schicht um die Schwammportion herum und besitzen die nämliche bei der Ente beobachtete Orientierung. Auch ihrer Struktur nach sind sie nicht erheblich von den bisher untersuchten verschieden. Nur auf der äusseren Fläche der Basalmembran finden wir zahlreiche den beim Huhne beobachteten ähnliche Bindegewebszellen aufgelegt und aufs engste mit ihr verwachsen. Ausserdem nehmen wir in den Septa der Schwammportion zahlreiche Lymphfollikel wahr, die verschiedenen Umfang haben und auf ihrer Höhe leicht das Epithel emporheben, welches in seiner Struktur keinerlei Abänderung zeigt. Die Faserhaut bildet um jeden der Lappen eine vollkommen selbständige Hülle. Die Zitze ist mit dünner haarloser Cutis bekleidet und wird in der Mitte durch die beiden Ausführungsgänge eingenommen, die ihre Achse parallel zu einander durchziehen. Ihre Wände sind mit einem dünnen geschichteten Pflasterepithel bekleidet: oben sind sie vollkommen glatt, unten werden sie immer faltenreicher, bis schliesslich das Drüsengewebe erscheint.

Perdix perdix L.

In ihrer Gesamtheit hat die Drüse eine kugelförmige Gestalt: sie ist augenscheinlich zweilappig und mit einer länglichen, zylindrischen Zitze versehen, welche an der Spitze mit wenigen Federn besetzt ist und sich unter Bildung eines oben offenen Winkels auf den Drüsenkörper aufsetzt. Jeder Lappen wird im Zentrum eingenommen durch eine sehr weite Höhlung, welche nur an den Wänden und auf dem blinden Boden mit

Drüsengewebe ausgekleidet ist; einer weiten dem Ausgangspunkt der Ausführungsgänge anliegenden Strecke geht es gänzlich ab.

Das Drüsengewebe besteht weniger aus echten Schläuchen als aus einer Anzahl von Falten, welche sich in verschiedenartiger Weise untereinander verflechten und anastomosieren, indem sie höchst unregelmässige kleine Gruben begrenzen. Das diese Falten bekleidende Epithel ist dem der Schläuche des Huhns sehr ähnlich: nur ist es etwas dünner und hier und da mit kleinen Capillarschlingen ausgestattet. Das das Balkenwerk der Falten bildende Bindegewebe ist spärlich, zeigt aber ziemlich voluminöse Lymphfollikel, die unmittelbar unterhalb des Epithels gelegen sind, welches ganz und gar nicht modifiziert erscheint. Diese Follikel sind ausgerüstet mit einem äusserst reichen Gefässnetz. Der des Drüsengewebes entbehrende Teil der Höhle ist nur von einigen kleinen Ausbiegungen durchzogen und mit einfachem Bekleidungsepithel bedeckt.

Jeder Lappen besitzt eine selbständige Faserhülle, welche sich in die Schichten der Zitze fortsetzt. Diese wird in der Mitte durch die beiden Ausführungsgänge eingenommen, deren Wandung durch die gleichen bei den übrigen Arten beobachteten und in der gleichen Weise angeordneten Schichten gebildet wird. In dem Zwischenraum, der die Hautbekleidung von der Wand der Ausführungsgänge trennt, liegen zahlreiche Bündelchen glatter Muskelfasern, deren Anordnung mit der beim Huhn beobachteten identisch ist.

Numida meleagris.

Die Drüse des Perlhuhns ist gross, rundlich und hat im ganzen genommen dieselbe Konfiguration wie die des Huhns. Der einzige erhebliche Unterschied ist der, dass sie inbezug auf das Volumen des Tieres etwas mehr entwickelt ist. Im übrigen aber wiederholen das reichliche Drüsengewebe, die weite Höhlung der Lappen, die derbe Faserhaut in allem die beim Huhn beobachtete Anordnung und Struktur.

Columba var. domestica.

Bei der Taube ist das Volumen der Bürzeldrüse stark reduziert und demgemäss bemerkt man von aussen nur die kleine, konische, leicht in sagittalem Sinne zusammengedrückte,

ganz haarlose Zitze. Sie ist mehr oder weniger deutlich zweilappig.

Die Konfiguration der Drüse ist von der bisher beobachteten sehr verschieden. Dies hatte zum Teil auch Kossmann wahrgenommen, welcher unter anderen Vögeln auch die Taube untersuchte und darauf hinweist, dass ihre Drüse in einer von den übrigen Arten etwas verschiedenen Weise gebildet ist: die Be-

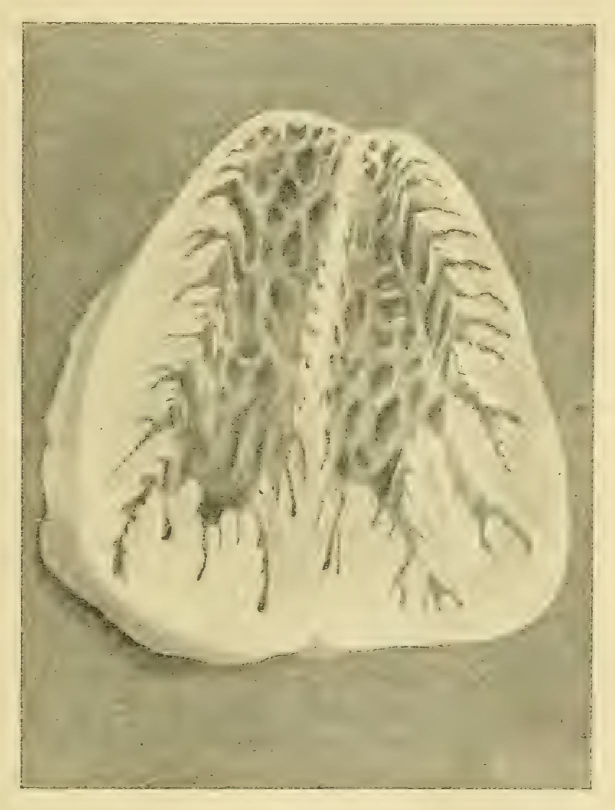


Fig. 2.

durch eine grosse Anzahl nach der Höhle selbst weit geöffneter schreibung jedoch, die er von ihr gibt, ist äusserst kurz und nicht ganz exakt. Die beiden stark verlängerten und aufs engste unter einander zusammenhängenden Lappen der Drüse werden zum grössten Teil von einer zentralen ausserordentlich entwickelten Höhlung eingenommen. Die Wände dieser Höhle werden

Taschen eingenommen, welche mit ihrem blinden Ende fast unmittelbar an die Faserkapsel reichen. Auf den Wänden und dem Grunde dieser Taschen sind weitere kleinere Grübchen ausgehöhlt, die sowohl nach Form als nach Umfang höchst unregelmässig sind. Es fehlen also echte Drüsenschläuche (im Gegensatz zu dem, was Kossmann behauptet) und das Organ ist in seinem Gesamtkomplex recht verschieden von den bisher untersuchten Formen (Taf. XII, Fig. 2), auf die es unmöglich scheint es zurückzuführen. Beobachten wir jedoch die Beziehung, die zwischen den Drüsentaschen und den Grübchen besteht, die deren Wände einnehmen, so können wir mit einiger Begründung annehmen, dass letztere nichts anderes als echte Schläuche vorstellen, die sich nicht in ihrer ganzen Länge entwickelt haben, und dass weiter die Drüsentaschen nur die den Vertiefungen der Schwammportion entsprechenden Bildungen sind. Infolgedessen würde das Drüsengewebe bei der Taube fast ausschliesslich durch die Schwammportion dargestellt.

Das Drüsenepithel erstreckt sich auf sämtliche Drüsentaschen und auf die Vertiefungen, welche sich auf ihren Wänden befinden. Wie gewöhnlich kann es in drei Hauptschichten unterschieden werden: Keimschicht, Mittelschicht, Auflösungsschicht. Auf den Spitzen der Septa, welche die Taschen untereinander trennen, ist es schmäler und gleichmässiger als auf den blinden Böden, ausserdem ist hier die Auflösung der oberflächlichen Zellen weniger ausgeprägt. In dem Drüsenepithel der Taube finden wir eine Eigentümlichkeit, welche sich bei den bisher untersuchten Vögeln selten und bei jungen Individuen findet. Hier und da sieht man, dass von dem unter dem Epithel gelegenen Bindegewebe ein feines Capillargefässchen ausgeht, welches eine gewisse Strecke lang in die Dicke des Epithels eindringt, eine sehr enge Schlinge bildet und auf demselben Weg in das subepitheliale Bindegewebe zurückkehrt. Diese Capillarschlingen sind ausserordentlich abundant, und obschon sie auf den ersten Blick als intraepitheliale Gefässe ausgelegt werden können, haben sie durchaus nicht diese Bedeutung. In der Tat hat man bei diesen Bildungen nie ein wirkliches Eindringen der Capillare in die Dicke des Epithels: dieses wird vielmehr einfach durch die Schlinge selbst ausgestülpt (Taf. XI, Fig. 6; Taf. XII, Fig. 4), welche infolgedessen allseits von der Keimschicht des

Epithels umgeben wird: ausserdem wird sie von einer kleinen Menge Bindegewebe begleitet.

Die Faserkapsel wird einzig und allein durch Bindegewebe gebildet und hat im Zusammenhang mit der speziellen Konformation der Drüse eine ganz besondere Anordnung. Sie bildet um jeden Lappen eine deutliche Hülle, die jedoch in der medianen Linie da, wo die beiden Lappen in Berührung kommen, zu einem einzigen sagittalen medianen Septum verschmelzen. Ventralwärts befindet sich an der medianen Linie entlang eine Längsfurche, welche die ursprüngliche Trennung der beiden Lappen anzeigt: über diese gehen brückenartig gemeinsame Fasern. Von ihrer tiefgelegenen Fläche aus entsendet die Kapsel nach dem Innern der Lappen dicke Bindegewebssepta, welche die auf den Wänden der Höhle beobachteten Taschen begrenzen. Von diesen Septa trennen sich weitere dünnere ab, welche das zwischen den den Schläuchen entsprechenden kleinen Gruben befindliche Bindegewebe bilden.

Die Zitze ist wie gewöhnlich mit einer dünnen glatten und haarlosen Hautschicht bekleidet und wird in der Mitte durch die beiden weiten Ausführungsgänge eingenommen. Das Epithel, welches die Innenfläche auskleidet ist in ihrer ganzen Ausdehnung ein geschichtetes Pflasterepithel. Es zeigt jedoch starke Dickenvariationen je nach den Teilen, in denen man es untersucht. Unten ist es sehr dünn, und als solches erscheint es in dem grössten Teil des Ausführungsganges: der Übergang in das Drüsenepithel erfolgt ohne scharfe Grenze. Oben wird es auf einer kleinen Strecke, der Mündungsstelle der Ausführungsgänge nach aussen entsprechend, plötzlich sehr dick, derart dass der Ausführungsgang sich an dieser Stelle auf eine feine Öffnung reduziert.

Turtur turtur L.

Ihrer Gestaltung nach ist die Drüse der Turteltaube der der Taube sehr ähnlich; sie weicht nur dadurch von ihr ab, dass sie sowohl im ganzen genommen als in den einzelnen Teilen viel weniger entwickelt ist als die der Taube. Die Lappen sind fast in ihrer Totalität eingenommen durch eine weite zentrale Höhlung, die nach aussen mittelst eines Ganges kommuniziert, der, zuerst weit und ausgedehnt, auf einer gewissen Strecke, der Mündungsstelle entsprechend, sehr eng wird. Auch bei der Turteltaube

werden die Wände der zentralen Höhle durch zahlreiche Taschen eingenommen, welche ausser auf dem Grund der Höhle bedeutend weniger tief sind als die der Taube. Doch zeigen auch sie auf ihren Wänden zahlreiche unregelmässige Grübchen, die, obschon kaum angedeutet, dieselbe Bedeutung wie die entsprechenden der Taube besitzen; das heisst es sind stark reduzierte Drüsenschläuche.

Das Drüsenepithel weicht von dem soeben beobachteten insofern ab, als die Zellen seiner oberflächlich gelegenen Schichten nicht die Beute einer sehr reichlichen Auflösung sind, sondern vielmehr sich ziemlich gut konserviert erhalten unter Annahme einer etwas abgeplatteten Form. Nichtsdestoweniger ist auch bei der Turteltaube die Sekretbildung von Zerstörung der oberflächlichen Zellen begleitet; der Prozess ist nur bedeutend weniger aktiv als bei den übrigen Arten. In der Dicke des Epithels befinden sich reichliche Capillarschlingen.

Die Kapsel verhält sich im grossen und ganzen wie die der Taube; sie ist jedoch sehr zart und in ihrer Anordnung weniger kompliziert. Die Zitze wird in der Mitte vollständig durch die Ausführungsgänge eingenommen und hat äusserst dünne Wände. Die Ausführungsgänge setzen sich direkt in die zentrale Höhle der Lappen fort und haben oben vollkommen glatte Wände, in denen nach der Drüse hin immer tiefere Grübchen sich zu zeigen beginnen, welche allmählich die Struktur der Drüsentaschen annehmen. Das Bekleidungsepithel ist ein sehr dünnes geschichtetes Pflasterepithel, ausser an der Mündungsstelle der Ausführungsgänge, wo es sehr hoch wird, dadurch das Lumen der Ausführungsgänge stark einengend. Höchst interessant ist die Tatsache, dass hier und da von der tief gelegenen Fläche des Epithels zahlreiche feste Epithelzapfen von Zellen mit nicht recht deutlichen Grenzen und grossem, rundlichen Kern abgehen, welche sich etwas in die dünne Wand der Zitze vertiefen und in ihr eine gewisse Strecke parallel zu ihren Oberflächen verlaufen. Vielleicht sind diese Bildungen nichts anderes als Rudimente von Drüsenschläuchen.

Cuculus canorus L.

Die beiden die Drüse bildenden Lappen sind ziemlich voluminös, stark länglich und fast gänzlich untereinander getrennt. Nur gegen das hintere Ende schliessen sie sich auf einer kurzen Strecke eng aneinander und bilden so vereint eine kurze, kleine Zitze.

Jeder Lappen ist in seiner ganzen Länge von einem engen Sammelhohlraum durchzogen, auf dessen Wänden sich zahlreiche Drüsentaschen befinden, in die kurze, dicke Schläuche einmünden. Man hat demnach ein dem der Taube und Turteltaube ähnliches Verhalten. Beim Kuckuck jedoch ist die Drüse bedeutend voluminöser; dazu kommt, dass, wenn auch die Grübchen, die die Wände der einzelnen Drüsentaschen einnehmen, keine denen des Huhns gleiche Schläuche bilden, diesen doch bedeutend näher kommen als die der Taube; wir können so diese kleinen Gruben ohne weiteres als Drüsenschläuche bezeichnen.

Das Epithel der Schläuche erinnert an das des Huhnes dadurch, dass es durch mehrere Schichten grosser polygonaler Zellen gebildet wird; von diesem jedoch weicht es insofern ab, als man in denselben nicht das beim Huhn beobachtete Netzwerk wahrnimmt, die Zerstörung recht wenig ausgeprägt ist und die Unterscheidung in die drei Zonen, Keimschicht, Mittelschicht, Auflösungsschicht keine so scharfe ist. Nichtsdestoweniger sieht man in den tief gelegenen Schichten zahlreiche Karyokinesen und in den oberflächlichen in Zerstörung begriffene Zellen.

Die Faserkapsel ist bedeutend ausgebildet und neben den Septa, die sie in das Innere der Drüsenhöhle zur Bildung der Scheidewände zwischen den einzelnen Taschen ausschickt, entsendet sie deren viele von der äusseren Fläche aus in die umliegenden Organe. Unter diesen ist eins von höchster Wichtigkeit hervorzuheben, welches von der Basis der Zitze abgeht, an der Stelle, wo die beiden Lappen in Berührung stehen, und sich, nach Herstellung einer äusserst engen Verknüpfung mit den Follikeln der Steuerfedern, an der Wirbelsäule inseriert.

Der Ausführungsgang ist für jeden Drüsenlappen ein einziger. Er ist sehr kurz, insofern an den Wänden desselben sehr bald sich zuerst einfache und kleine, dann tiefere und breitere Vertiefungen zu zeigen beginnen. Seine Wände sind bekleidet mit einem sehr dicken geschichteten Pflasterepithel Die Aussenfläche der Zitze ist mit einer ziemlich dicken, aus einem an Pigmentzellen reichen Derma und einer sehr hohen Epidermisschicht bestehenden Cutis bekleidet.

Sperlingsvögel.

Bei den von mir untersuchten Sperlingsvögeln von geringer Grösse (Passer Italiae [Vieillot], P. montanus, Fringilla coelebs L,

Serinus, Coccothraustes coccothraustes L, Aedon luscinia L, Sylvia simplex [Latham], Turdus musicus L.) zeigt die Bürzeldrüse eine vollkommene Gleichförmigkeit in der Konformation, weshalb ich von einer individuellen Beschreibung derselben Abstand nehme.

Sie ist im allgemeinen sehr klein und hat eine ellipsoidische Form, wobei die grössere Achse transversal verläuft. Etwas mehr ausgebildet ist sie beim Sperling und Finken, sehr klein bei der Nachtigall und Grasmücke. Überzogen ist sie mit einer äusserst dünnen Hautschicht und von aussen nimmt man sehr schön ihre Grenzen und Form wahr. Sie ist überragt von einer Zitze, welche das Aussehen einer kleinen und rundlichen Blase hat. Ihre tief gelegene Fläche hängt aufs engste mit den Follikeln der Steuerfedern zusammen, in deren Zwischenräumen sie zuweilen Abzweigungen entsendet. Wie zum Teil auch Kossmann beim Sperling gesehen hatte, besteht bei dieser Vogelgruppe die Drüse anscheinend aus einem einzigen medianen Lappen; es scheint daher auf den ersten Blick, als ob wir eine neue Drüsenform, eine einlappige Drüse, vor uns hätten. Wir werden jedoch sehen, dass dies ein blosser Schein ist und dass vielmehr in ihr augenscheinliche Anzeichen für einen ursprünglichen zweilappigen Bau vorliegen.

Das Drüsengewebe bildet eine Schicht, welche ihre höchste Dicke auf dem Grunde des Hohlraumes erreicht, sich an den Wänden verdünnt und gegen die Zitzenbasis hin gänzlich verschwindet. Es besteht aus einer grossen Zahl einfacher untereinander zusammengedrängter Schläuche, welche strahlenförmig nach der Höhlung konvergieren, in die sie direkt einmünden. Es fehlt also eine Schwammportion innerlich von der Schlauchportion. Ihre Spuren jedoch findet man in einigen Epithelkämmen, die, stets wenig entwickelt, die Wände der Höhle durchziehen, indem sie sich untereinander anastomosieren und so weite leicht vertiefte Flächen abgrenzen.

Das Epithel der Schläuche hat eine Konstitution, die auf den ersten Blick stark von der bisher beobachteten abweicht. Es ist in der Tat sehr dünn und besteht aus wenigen Schichten von Zellen mit sehr verschiedenem Charakter. Die tiefst gelegenen, in unmittelbarer Berührung mit der Basalmembran stehenden sind klein, dunkel mit wenig ersichtlichen Grenzen,

dichtem chromatinreichem Kern und spärlichem körnigen Protoplasma. Die oberflächlichsten Zellen sind voluminös, von deutlich ausgeprägter polygonaler Form, das Protoplasma ist reichlich und zeigt das gleiche beim Huhn beobachtete Netzwerk. Der Kern ist hell, vesikulär. Sie sind zumeist in einer einzigen Schicht angeordnet und von dem Grunde nach der Mündung des Schlauches dachziegelartig übereinander gelegt. Innen von diesen Zellen finden wir weitere, die, sei es im Kern, sei es im Protoplasmakörper, Anzeichen von Auflösung bieten. Letztere jedoch bilden niemals eine kontinuierliche Schicht (Taf. XII, Fig. 3).

Vergleicht man nun dieses Epithel mit dem des Huhnes, so muss man zugestehen, dass der zwischen denselben bestehende Unterschied mehr die Form als das Wesen betrifft. In der Tat können wir auch beim Drüsenepithel des Sperlings und Verwandter die drei beim Huhn beschriebenen Hauptschichten unterscheiden. Die kleinen tiefgelegenen Zellen stellen die Keimschicht dar, die mittleren grossen die Mittelschicht, innen von welcher man, unvollständig, die Auflösungsschicht hat. Der einzige Unterschied geht also auf eine Verschiedenheit in der Dicke des Epithels zurück, insofern beim Sperling eine jede Schicht dargestellt ist durch eine einfache Zellenreihe, die sogar bei der Auflösungsschicht unvollständig ist.

Das intertubuläre Bindegewebe ist sehr spärlich, jedoch höchst reich an Gefässen, die infolge ihre Weite an den Schnitten oft ohne jegliche künstliche Präparierung zu sehen sind. Die Faserkapsel ist dünn und bildet eine gleichförmige Hülle um die ganze Drüse. Zuweilen zeigt sie auf dem Grund der Drüse eine wegen ihrer Bedeutung wichtige Anordnung. Bei Fringilla, Passer, und namentlich bei P. montanus ist sie hier sehr häufig von einer sagittalen Medianfurche durchzogen. Längs dieser Furche dringt die Faserkapsel zwischen die Schläuche ein, dadurch auf einer gewissen Strecke deren blinde Enden abrückend. Auf dem Grunde der Furche aber entsendet die Kapsel zwischen die Schläuche ein dünnes Bindegewebsseptum, welches auf den Wänden der Drüsenhöhlung angelangt, sich etwas in dieselbe hineinschiebt und frei darin wogt. Das Bindegewebe dieses Septums ist sehr schlaff und gibt leicht nach, dadurch den seitlichen Teilen der Drüsen ein gewisses Entfernen ermöglichend. Dieses Septum ist zweifellos nichts anderes als

der Repräsentant des medianen Septums, das bei anderen Vögeln die beiden Lappen der Drüse trennt.

Die Zitze erscheint als eine rundliche Blase, mit dünnen Wänden und halbdurchsichtig. Die glatte, haarlose Aussenfläche ist mit einer dünnen Hautschicht bekleidet, deren Derma in unmittelbarer Berührung mit den Wänden der Ausführungsgänge steht. Diese haben das Aussehen von zwei kleinen durch eine sagittale Scheidewand getrennten Höhlen, die das Zentrum der Zitze vollständig einnehmen. Die Mündung nach aussen geschieht mittelst zweier kleiner Öffnungen, die sich sehr nahe beieinander auf der Kuppe an den Seiten des medianen Septums befinden. Eine interessante Erscheinung, die den mir voraufgegangenen

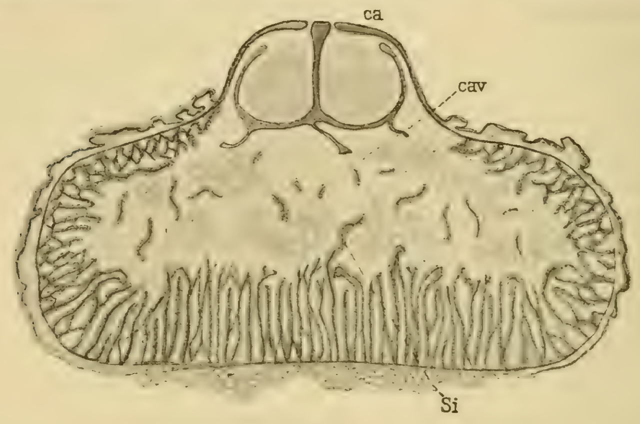


Fig. 3.

Beobachtern gänzlich entgangen ist. ist die, dass zwischen der Drüsenhöhle und den kleinen Höhlen der Zitze eine direkte Kommunikation fehlt, und zwar infolge der Anwesenheit eines dünnen Scheideseptums, welches gewölbeartig die Drüsenhöhle selbst verschliesst. Mit der einen Fläche ist dasselbe gegen die Höhlung der Zitze hin gelegen, mit der anderen gegen die Drüsenhöhle, aus welch letzterer eine gewisse Anzahl Falten abgehen, die auf eine gewisse Strecke in die Drüsenhöhle selbst hineindringen. Von diesen ist die mediane zuweilen höchst ausgebildet und stellt, da sie mit dem Medianseptum der Zitze in Zusammenhang steht, einen weiteren Überrest der medianen Drüsenscheidewand dar. Die Kommunikation mit der Drüsenhöhle geschieht mittelst zahlreicher Röhrchen, die, auf den

Wänden der Zitzenhöhle entspringend, in die Wölbung der Drüsenhöhle münden. Sowohl die Wände der Zitzenhöhle, wie die Ausführungsgänge, die von ihnen ausgehen, als auch die Flächen der Scheidewand sind mit einem dünnen geschichteten Pflasterepithel bekleidet.

Pica pica L.

Ziemlich umfangreich ist die Drüse der Elster, kugelförmig, in transversalem Sinne verlängert und mit einer kurzen dicken Zitze versehen, welche auf ihrer Kuppe mit wenigen fadenförmigen Flaumfedern bewachsen ist. Obgleich sie von aussen nur eine leichte Andeutung von Zweilappigkeit zeigt, besteht sie aus zwei Lappen von halbkugeliger Form, die mit den flachen Flächen aufs engste aneinander schliessen. Ihre Faserhüllen sind in der Mittellinie verschmolzen unter Bildung einer dünnen Bindegewebsscheidewand, welche die beiden Drüsenhälften und ihre Hohlräume trennt. Letztere sind sehr klein, nehmen den dem Ausführungsgange anliegenden Teil des Lappens ein und sind nur durch das mediane Septum von einander geschieden.

Das Drüsengewebe bildet eine sehr dicke Schicht, welche die Höhle auf allen Seiten umgibt, ohne sich auf den oberen Teil der medialen Wand zu erstrecken, welcher ganz und gar frei bleibt. Es besteht aus zahlreichen sehr langen Drüsenschläuchen, die strahlenförmig nach der Höhle des Lappens hinziehen und dort in unregelmässige Zwischenräume münden, die den Lakunen der Schwammportion des Huhnes entsprechen. Bei der Elster wird diese dargestellt durch zahlreiche dünne Scheidewände, die sich weit in die zentrale Höhlung hineinschieben und sie fast gänzlich einnehmen. Das die Schläuche auskleidende Epithel besteht aus wenigen Schichten Zellen. Von diesen sind die tiefst gelegenen stark abgeplattet und der Krümmung der Schlauchwand gemäss gekrümmt. Sie besitzen ein feinkörniges Protoplasma, dichten, häufig in Karyokinese begriffenen Kern und bilden eine Schicht von einer oder zwei Zellreihen. Die mehr oberflächlich gelegenen Zellen haben die Eigenschaften der Mittelschichtzellen des Huhnes; jedoch finden sich davon nur eine oder zwei Reihen vor. Endlich beobachtet man in direkter Berührung mit dem Lumen der Schläuche in Auflösung begriffene Zellen, die jedoch nie eine ununterbrochen fortlaufende Schicht bilden. Man steht also vor einer Epithelform, welche dem bei

den soeben beschriebenen Sperlingsvögeln beobachteten sehr nahe kommt.

Die Bindegewebskapsel ist sehr dünn und bildet um beide Lappen eine gemeinschaftliche Hülle, welche längs der Mediane in die Drüse eine sagittale Scheidewand entsendet, welche sich bis in die Zitze hineinschiebt. Letztere wird eingenommen durch zwei verhältnismässig weite Höhlen, die durch eine Mittelscheidewand getrennt sind und durch zwei kleine an den Seiten der Mittelscheidewand auf der Zitzenkuppe gelegene Öffnungen nach aussen kommunizieren. Auf der Drüsenseite kommunizieren sie nicht direkt mit der Höhlung der Lappen, sondern wie beim Sperling sind sie davon durch eine derbe und vollständige Scheidewand getrennt. Die Kommunikation erfolgt auch bei der Elster vermittels zahlreicher, feiner Gänge, welche, ausgehend von dem Gewölbe der Lappenhöhle, an den Wänden der Zitzenhöhlen einmünden. Alle diese Gänge sowie die Höhle der Zitze sind mit einem dünnen geschichteten Pflasterepithel bekleidet, das innen durch ziemlich dichtes Bindegewebe verstärkt wird, das auf der Zitzenbasis sich zum Teil in das Hautderma, zum Teil in die Faserkapsel der Drüse fortsetzt.

Cypselus apus L.

Die Bürzeldrüse der Mauerschwalbe ist klein, deutlich zweilappig, mit einer dicken, haarlosen, vesikulären Zitze versehen, welche sich in die Lappen fortsetzt, indem sie die gleiche Richtung derselben verfolgt. Die beiden Ausführungsgänge münden mittels zwei feiner auf der Spitze der Zitze gelegener Öffnungen nach aussen. Gleich darauf jedoch verbreitern sie sich und bilden zwei ziemlich weite, rundliche Höhlen mit vollkommen glatten Wänden, welche den ganzen zentralen Teil der Zitze einnehmen.

Dem Grunde dieser Höhlen entspringen eine grosse Zahl sekundärer, unregelmässiger Gänge, die dadurch, dass sie sich ihrerseits in weitere kleinere weiterteilen, vollständig das Zentrum der Drüsenlappen einnehmen. Die secernierenden Schläuche bilden eine kontinuierliche Schicht um diesen zentralen Teil herum. Sie sind von verschiedenartiger Länge und haben im allgemeinen einen sehr unregelmässigen Durchschnitt. Nur in ihrem proximalen Teil sind sie durch ein Lumen ausgehöhlt,

während der distale Abschnitt vollständig fest ist. Das Epithel nähert sich seiner Struktur nach sehr dem der Pica; das heisst, es ist ein Übergangsepithel zwischen dem des Huhns und dem der Sperlingsvögel. Das intertubuläre Bindegewebe ist sehr spärlich, obschon sich hier und da zwischen die Schläuche ziemlich dicke Bindegewebssepta einschieben, die von der Faserkapsel herstammen. Diese bildet um einen jeden Lappen eine Hülle, welche sich auch in der medianen Linie ganz und gar unabhängig von der der entgegengesetzten Seite erhält.

Die Zitze ist mit einer dicken Hautschicht bekleidet, deren Derma von zahlreichen Längskämmen durchzogen ist, auf die, die Zwischenräume einnehmend, sich die Epidermis zieht, die auf ihrer oberflächlichen Seite vollkommen glatt ist. Im Zentrum befinden sich die beiden weiten Ausführungsgänge, deren Wände mit einem geschichteten Pflasterepithel ausgekleidet sind, das sich nach unten hin verjüngt, wo es die Wände der sekundären Ausführungsgänge und ihre Verästelungen zu bekleiden beginnt. In der Zitze fehlen ganz und gar kontraktile Muskelfaserzellen; dagegen ist es sehr reich an Blutgefässen.

Chelidon urbica L.

Ihrer Gestaltung und Struktur nach nähert sich die Drüse der Hausschwalbe sehr der der Sperlingsvögel. Wie bei diesen ist sie sehr klein und in dem Drüsenkörper fehlt jegliche Unterscheidung in zwei Lappen. Dies jedoch ist nicht bei der Zitze der Fall, welche durch zwei seitliche Hohlräume eingenommen wird, die zu der Lappenhöhlung die gleiche beim Sperling beschriebene Beziehung haben.

Auch das Drüsengewebe und die es zusammensetzenden Schläuche haben die gleiche Anordnung und die gleiche Struktur wie die des Sperlings.

Carine noctua Scopoli.

Die Drüse ist ziemlich entwickelt und hat eine äusserst oberflächliche Lage. Sie besitzt die Form eines leicht in sagittalem Sinne zusammengedrückten Kegels und ist an den umliegenden Geweben einzig und allein durch ihre Basis befestigt. Die zugespitzte Kuppe ist durch die Zitze gebildet, welche mit ihrer Achse auf der Verlängerung der Achse des Drüsenkörpers angeordnet ist, in den sie sich ohne scharfe Grenze fortsetzt.

Wie auch Kossmann beobachtet hatte, besitzt die Drüse vier Ausführungsgänge, die unter wiederholter Verzweigung sich ohne scharfe Grenze in die Drüsenschläuche fortsetzen. Diese Erscheinung, die auf den ersten Blick zu dem Gedanken führen könnte, dass die Drüse des Käuzchens stark von den bisher untersuchten abweicht, bringt keine starken Abänderungen in ihrer Struktur mit sich. Hiervon können wir uns überzeugen, wenn wir eine Serie von Querschnitten untersuchen, derart dass wir dabei das Verhalten der einzelnen Ausführungsgänge verfolgen. Man beobachtet alsdann, dass wir von der Kuppe der Zitze nach der Drüse hin zunächst in den Schnitten die vier Ausführungsgänge antreffen, die in zwei Paare geschieden sind, das eine rechts, das andere links von der Mittellinie, getrennt durch eine dicke sagittale Scheidewand; ein dünneres transversales Septum trennt die Gänge eines jeden Paares untereinander. Recht bald jedoch teilen sich die Gänge weiter in zahlreiche sekundäre Gänge, die gegen die Hälfte der Zitze in vier deutlichen Gruppen vereint erscheinen. Mit der Annäherung an die Drüse nehmen die sekundären Gänge bedeutend an Zahl zu, so dass die verschiedenen Gruppen sich näher rücken und mit einander verschmelzen. Dies jedoch ist nur für die Gruppen des nämlichen Paares der Fall; insofern die beiden Paare untereinander durch eine dicke Mittelscheidewand getrennt bleiben, welche in gleicher Weise durch den ganzen Drüsenkörper hinzieht, der derart in zwei seitliche Hälften unterschieden wird.

Wir können also behaupten, dass auch die Drüse des Käuzchens sich ihrer Konstitution nach nicht von dem gewöhnlichen Typus entfernt. Man begreift weiter, dass infolge der Art, wie die Verzweigung der Ausführungsgänge erfolgt, im Zentrum der Lappen überhaupt kein Sammelhohlraum anzutreffen ist. Bei alten Individuen jedoch können die Scheidewände, welche die einzelnen sekundären Gänge abgrenzen, zum Teil verschwinden, wodurch man eine Andeutung zur Bildung einer zentralen Höhlung der Lappen bekommt.

Das Drüsengewebe bildet eine auf den Boden eines jeden Lappens und einen kleinen Teil seiner Wände beschränkte Schicht. Gebildet wird es durch kurze, einfache, eng einander aufgelegte Drüsenschläuche. Das Epithel besitzt, obschon es etwas weniger dick ist, die Struktur des des Huhnes. Unmittelbar

innen von der Drüsenschicht finden wir die Gesamtheit der Scheidewände, welche die Verästelungen der Ausführungsgänge von einander trennen, Scheidewände, die nichts anderes darstellen als den ausserordentlich entwickelten Schwammabschnitt. Dieselben sind auf einer gewissen Strecke in der Nähe der Schläuche mit Drüsenepithel bekleidet, im übrigen sind sie mit einem dünnen geschichteten Pflasterepithel bedeckt.

Die Faserkapsel bildet um jeden Lappen eine Hülle, welche in der Mittellinie mit der der gegenüber liegenden Seite verschmilzt und so die erwähnte sagittale Scheidewand bildet. Sie ist ausschliesslich von Bindegewebsnatur und besteht aus zwei Schichten; eine tiefgelegene von Bündeln mit vorwiegend kreisförmiger Richtung, eine oberflächliche schlaffere, beiden Lappen gemeinschaftliche.

Die Zitze wird theoretisch von der Drüse durch eine Ebene geschieden, die durch den Punkt geht, wo die Drüsenschläuche endigen. Bekleidet ist sie mit einer sehr dünnen Cutis und ist in der Mitte fast vollständig durch die Ausführungsgänge und ihre Verzweigungen eingenommen. Die Wände dieser Gänge sind bekleidet mit dünnem geschichteten Pflasterepithel, auf dessen Aussenseite sich verschiedene konzentrische Bindegewebshäute befinden. Von diesen ist eine in unmittelbarer Berührung mit der tief gelegenen Fläche des Epithels stehende einem jeden Ausführungsgang eigen. Ein jedes seitliche Schlauchpaar wird demnach von einer gemeinschaftlichen Tunica umgeben. Schliesslich sind die vier Ausführungsgänge durch eine äussere von dem Derma herstammende Haut umhüllt. Von diesen Häuten ist die wichtigste die zweite, welche sich in die Häute der Lappen fortsetzt. Es fehlen gänzlich kontraktile Muskelfaserzellen.

Strix flammea L

Die Bürzeldrüse der Strix zeigt zahlreiche Analogien mit der der Carine, von der sie die gleiche oberflächliche Lage und das charakteristische Aussehen besitzt; jedoch weicht sie in einigen interessanten Einzelheiten davon ab.

Die Ausführungsgänge betragen im allgemeinen sechs, drei für jede Drüsenhälfte. Ihre Zahl kann etwas schwanken, da einige Gänge derartig zusammengerückt nach aussen münden können, dass sie auf eine kurze Strecke verschmelzen. Dies

jedoch nur in dem obersten Teil. Zuerst besitzen sie ein sehr enges Lumen und sind zu je drei in zwei an den Seiten der Mittellinie angeordneten Gruppen vereinigt. Mit ihrer Annäherung an die Drüse nimmt ihr Diameter ständig zu, vor allem auf Kosten der transversalen Septa. Gegen die Mitte der

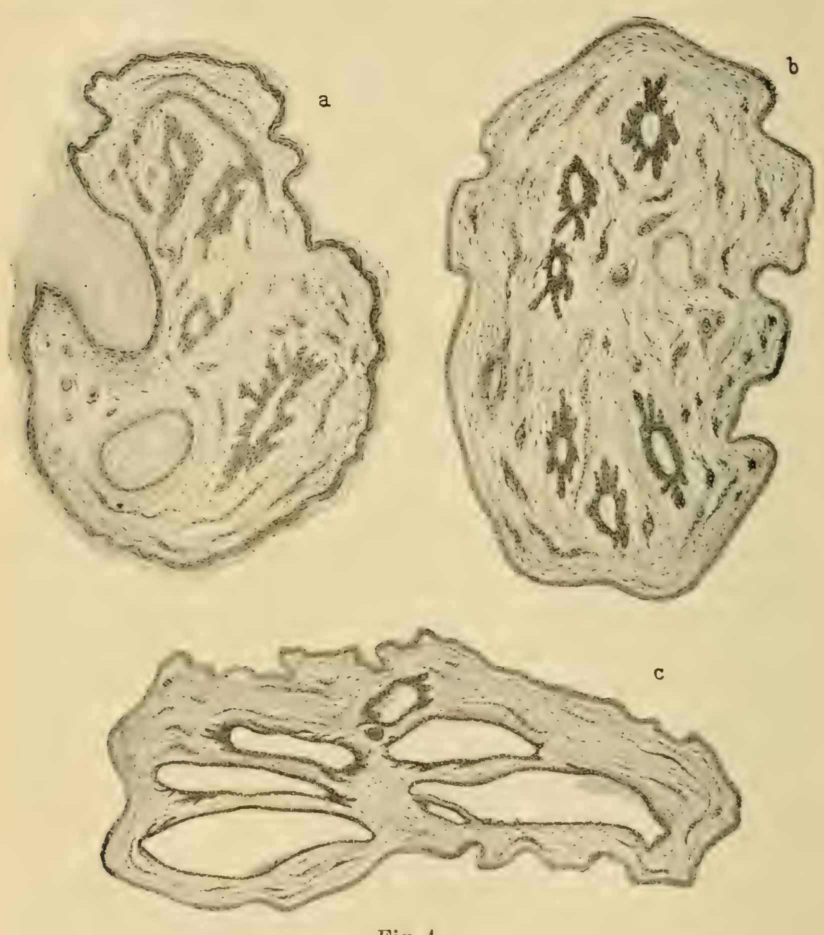


Fig. 4.

Zitze sehen die Ausführungsgänge wie drei an den Seiten der Mittellinie angeordnete transversale Spalten aus. Recht bald jedoch teilen sich die Gänge in zahlreiche sekundäre Gänge, und auch bei der Strix erfolgt die Teilung derart, dass die Verästelungen der Gänge auf der einen Seite sich scharf von denen

der entgegengesetzten Seite unterschieden erhalten, da sie durch eine derbe Mittelscheidewand getrennt werden, die sich bis auf den Grund der Drüse fortsetzt.

Man hat also bei der Strix eine Anordnung, die der beim Käuzchen etwas ähnelt, der gegenüber sie jedoch etwas komplizierter ist. Wie beim Käuzchen fehlt eine freie Drüsenhöhlung

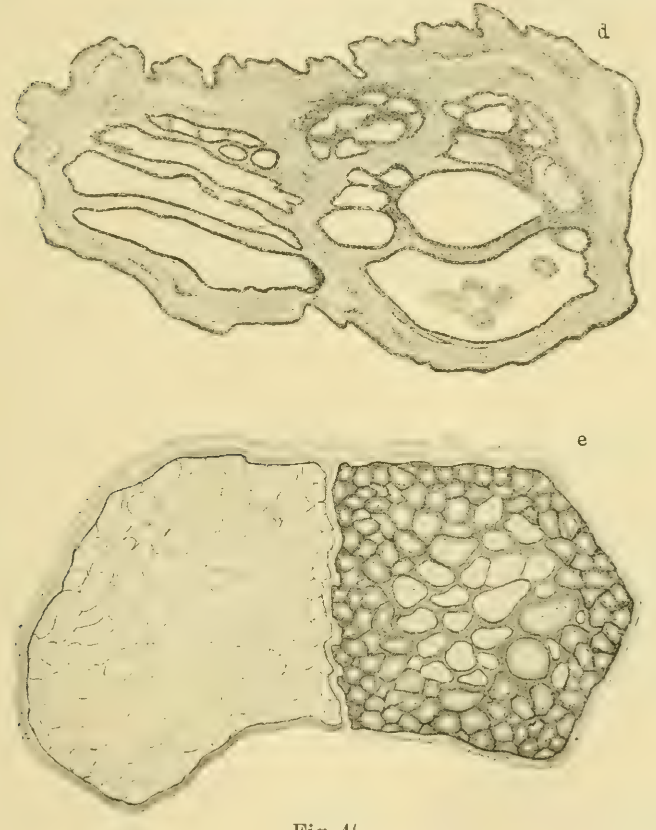


Fig. 4′.

vollständig. Als Sekretbehälter funktionieren die einzelnen sekundären Ausführungsgänge, die ziemlich ausgeweitet sind.

Die Anordnung des Drüsengewebes und seine Struktur geben genau die beim Käuzchen beobachtete wieder. Einige Unterschiede findet man hingegen in der Zitze und zwar nicht nur inbezug auf die grössere Zahl der Ausführungsgänge, sondern auch inbezug auf ihre Struktur. Die Anordnung der Faserhäute

um die Ausführungsgänge herum ist, obschon sie vorwiegend eine konzentrische ist, nicht so regelmässig wie beim Käuzchen; deutlich unterschieden ist nur die äusserste allen Gängen gemeinschaftliche Tunica, welche nichts anderes ist als ein integrirender Teil des Derma.

Das Epithel der Ausführungsgänge zeigt einige interessante Eigentümlichkeiten. Überall ist es ein geschichtetes Pflasterepithel. Oben jedoch ist es sehr dick und sendet von der tiefgelegenen Fläche in die darunter liegenden Schichten zahlreiche Zapfen und feste Kämme von Epithelzellen aus, deren Grenzen wenig sichtbar sind, die aber mit grossen chromatinreichen deutlich erkenntlichen Kernen ausgestattet sind. Dieses Aussehen des Epithels setzt sich weit nach unten fort; es hört an der Stelle auf, an der die Ausführungsgänge sehr weit werden. Hier trifft man ein dünnes geschichtetes Pflasterepithel.

Entwicklung.

Gallus gallus.

Für das Studium der Entwicklung der Bürzeldrüse beim Huhn habe ich mich auf natürlichem Wege entwickelter Embryonen und aus im Thermostat ausgebrüteten Eiern erhaltener Embryonen bedient. Der einzige Unterschied, den ich bei den beiden Beobachtungsreihen gefunden habe, ist eine gewisse Beschleunigung in der Entwicklung der künstlich ausgebrüteten Eier, die am Ende ungefähr 24 Stunden erreicht. Das steht vielleicht im Zusammenhang mit der grösseren Regelmässigkeit in der Erwärmung.

Nach Kossmann und Orlandi tritt die erste Anlage der Drüse am zehnten Tage in Form von zwei Einstülpungen der Epidermis auf, an deren Bildung sämtliche Schichten derselben teilnehmen. Nach Kossmann wäre in derselben eine aus einer oder zwei Reihen von polyedrischen Zellen mit deutlichen Kernen gebildete Hornschicht und eine tiefgelegene, der Malpighischen entsprechende aus drei oder vier Lagen von Zellen zu unterscheiden, die in der untersten Lage zylindrisch, mehr nach der Oberfläche hin abgeplattet sind. Orlandi hingegen beschreibt die Epidermis als durch eine einzige Reihe deutlich unterschiedener zylindrischer Zellen gebildet und an Stelle der Hornschicht eine

dünne Schicht, in der man noch keine deutliche Abgrenzung der Zellen wahrnimmt, während die Differenzierung bei Embryonen von 15 Tagen Brutzeit höchst ersichtlich wird.

Die beiden Einstülpungen nehmen immer mehr zu und beginnen am 13. bis 14. Tage (Orlandi) oder am 16. Tage (Kossmann) dem Drüsengewebe den Ursprung zu geben. In verschiedenen Stellen proliferiert die äussere Schicht der Epidermisbekleidung der Höhle und bildet feste Knospen, die sich dann stufenweise aushöhlen und zahlreiche Verästelungen aussenden, die sich eng aneinander legen. Am 18. Tag sind viele dieser Knospen schon hohl und die Struktur ihres Epithels nähert sich sehr dem des ausgewachsenen Individuums, da die Wände dieser Schläuche in ihrem zentralen Teil durch grosse, längliche, polyedrische Zellen gebildet sind, die einen deutlichen Kern besitzen und zur Bildung jener dicken sezernierenden, den engen inneren Gang begrenzenden Schicht eng aneinander geschlossen sind und an der Peripherie durch zahlreiche, aber noch undeutliche Zellen, von denen nur die grossen Kerne ersichtlich sind (Orlandi).

Pilliet hat die Entwicklung der Bürzeldrüse unter dem Gesichtspunkt der entstehenden Drüsenform betrachtet und schliesst mit der Behauptung, dass die Drüse aus zwei Epithelknöpfen beginnt, von denen kurze geschwollene Verästelungen abgehen, von welchen eine jede sich unter Bildung eines sehr tiefen zylindrischen Schlauches streckt. Sowohl Pilliet als Orlandi ziehen aus dem Studium der Entwicklung Argumente zugunsten der von ihnen inbezug auf die Form der Drüse verfochtenen Thesen, indem der eine sie als einen besonderen Typus (glande à tube composée), der andere als einen Komplex verästelter Schlauchdrüsen anspricht.

Durch meine Untersuchungen bin ich zu etwas verschiedenen Ergebnissen gelangt. Schon gegen die Hälfte des neunten Tages können wir einige Modifikationen der Epidermis an der Stelle, wo sich die Drüse entwickeln wird, wahrnehmen. Das Hornblatt ist in diesem Stadium wirklich didermisch und besteht aus einer oberen Schicht von platt gedrückten Zellen mit gut sichtbarem Kern und ziemlich scharfen polygonalen Umrissen und aus einer unteren Schicht von zylindrischen Zellen. Das heisst, es findet sich die gewöhnliche Struktur der embryonalen Epidermis, wie sie von Krause beschrieben wird, nach dem in

derselben zwei Schichten zu unterscheiden sind: eine untere und eine obere oder Periderma (Mehnertsches Teloderma). Die erste Veränderung, die man wahrnimmt, betrifft eben die untere Schicht, deren Zellen höher werden, und die Schicht erlangt eine grössere Dicke. Die bis jetzt ebene Region sinkt ein und am zehnten Tage haben sich an den Seiten der Mittellinie zwei längliche Vertiefungen gebildet, die mit ihrem hinteren Ende einander sehr nahe, mit dem vorderen von einander abgerückt sind. Gleichzeitig hebt sich die Region nach Art eines kleinen Wulstes empor. Die Wände dieser beiden Grübchen sind vollständig glatt und mit einem Epithel ausgekleidet, das alle Eigenschaften des Hautepithels besizt. Auf dem Boden jedoch ist die Schicht der zylindrischen Zellen bedeutend dicker als an den Wänden. Diese Einsenkungen vertiefen sich immer mehr, während ihre Ränder sich emporheben und einander nähern, bis sie, in Kontakt gekommen, sich verlöten, derart über die beiden Grübchen eine Art Gewölbe bildend. Dies ist jedoch nur in dem vorderen Teil der Fall, nach hinten kommunizieren die Höhlungen weiter nach aussen, und in diesem Punkte entwickeln sich auf den Rändern der Vertiefung die Keime der Zitzenfedern.

In der Folge (zwölfter Tag) bemerkt man wichtige Änderungen in dem Bekleidungsepithel. In der Tat beginnen die zylindrischen Zellen an verschiedenen Stellen in der Wand dieser primären Säcke aktiv zu proliferieren und bilden feste Knospen von polygonalen Epithelzellen, die sich mitten in das umliegende embryonale Bindegewebe einschieben Ich bemerke sogleich, dass diese Knospen keine rundlichen Höcker, sondern echte, mehr oder weniger ausgebildete Kämme sind (Fig. 7). Diesen Knospungen entsprechend erhält sich die innere Wand der primären Säcke zuerst ganz eben und die Knospe ist vollkommen fest. Die Aushöhlung bildet sich später in besonderer Weise.

Gleichzeitig mit der Bildung dieser grossen Knospen erfährt das Epithel Veränderungen in seiner Struktur und nimmt alle Eigenschaften des geschichteten Pflasterepithels an. Im Ganzen wird es viel dicker und besteht aus mehreren Schichten von Zellen, von denen die tiefstgelegenen wenig sichtbare polygonale Form und einen grossen rundlichen Kern besitzen. Nach den

oberflächlichen Schichten hin werden sie immer mehr abgeplattet, bis diejenigen, welche unmittelbar die Wand des primären Sackes begrenzen, lamellär und in Aufblätterung begriffen sind.

Gegen den 14. Tag beginnen die bisher vollkommen festen Knospen sich auszuhöhlen. Dies geschieht nicht etwa, weil die zentralen Zellen eine Fettentartung erfuhren, wie gemeiniglich behauptet wird, sondern weil, während zuerst sich in dem Innern der Knospen nur die untersten Schichten des Epithels befinden,



Fig. 5.



Fig. 6.

später infolge des peripheren Wachstums derselben sich auch die mehr oberflächlichen Schichten in sie einschieben, welche dann den Hohlraum begrenzen, der sich so stufenweise in der Knospe gebildet hat. Wenn die Knospen sich vollständig ausgehöhlt haben, finden wir, dass sich an den Wänden der primären Säcke zahlreiche sekundäre, nach Form und Weite unregelmässige Taschen gebildet haben. Aus diesen wird der Schwammabschnitt hervorgehen, dessen Aussehen also seine Erklärung in der Entwicklungsweise findet.

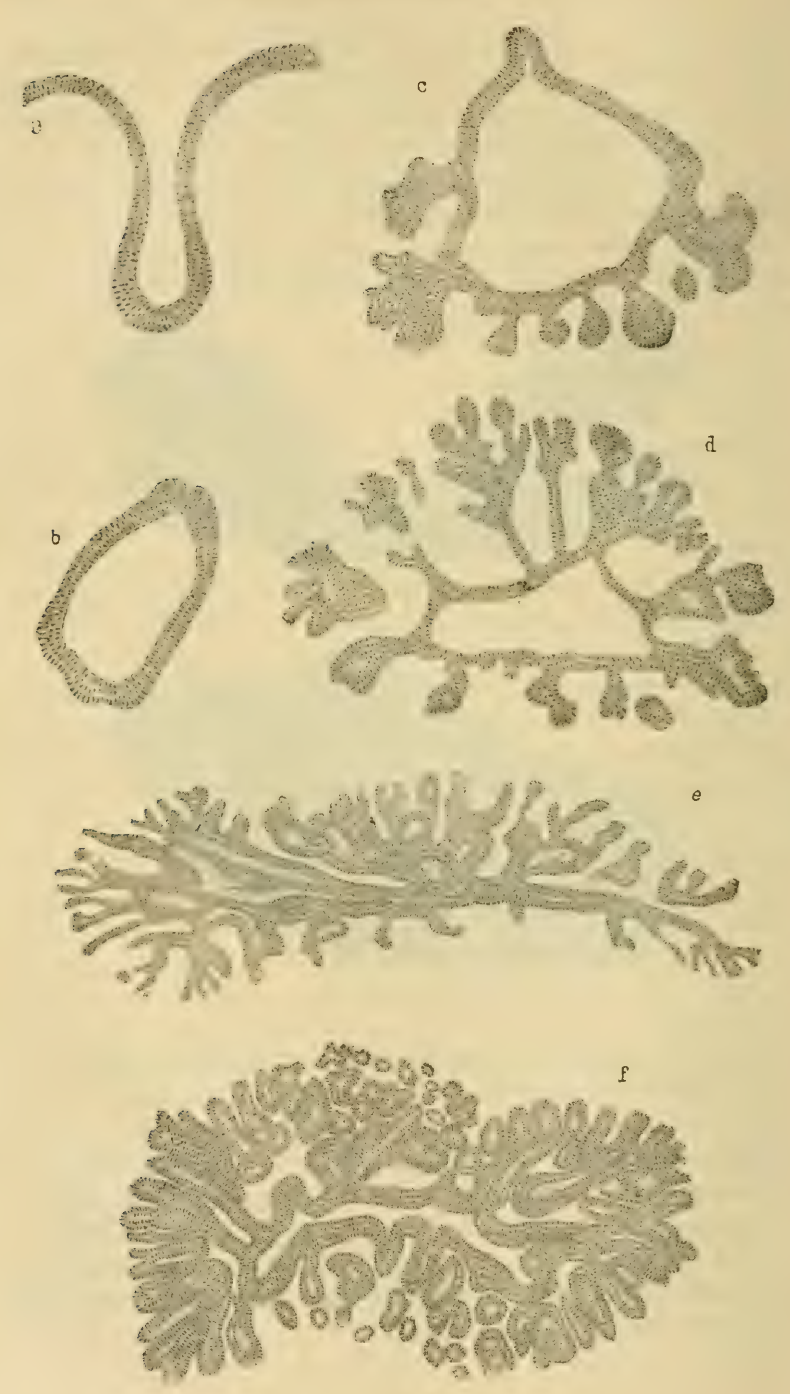


Fig. 7.

Diese Knospen, die wir als primäre bezeichnen werden, können einfach oder leicht verzweigt sein, stets jedoch sind sie sehr gross und von einer weiteren Erzeugung von Epithelzapfen zu unterscheiden, aus denen die Drüsenschläuche ihren Ursprung nehmen. Diese beginnen gegen den 15. Tag aufzutreten, wenn die primären Knospen erst zum Teil ausgehöhlt sind. Sie haben das Aussehen von kleinen festen Epithelknöpfen, die durch Zellen mit wenig sichtbaren Umrissen und grossem vesikulären Kern gebildet sind. Sie wachsen sehr rasch an Zahl und drängen sich eng aneinander, indem sie diese Eigenschaften bis zum Verlassen des Eies beibehalten. Sobald das Kücken aus dem Ei ausgekrochen ist, erfahren dieselben bedeutende Modifikationen, wodurch die Drüse ein anderes Aussehen bekommt. Die Anlagen der Drüsenschläuche, die bisher feine zylindrische fingerförmige, gruppenweise von den primären Knospen sich abtrennende Gliederungen waren, werden grösser und zwar deshalb, weil sich in ihrem Innern ein Lumen zu bilden beginnt. Diese Bildung setzt in ihrem proximalen Ende ein, und das Lumen entsteht nicht etwa infolge Auflösung und Sekretbildung der Zellen, sondern zum grössten Teil infolge des gleichen Prozesses, mit dem die primären Knospen sich ausgehöhlt haben.

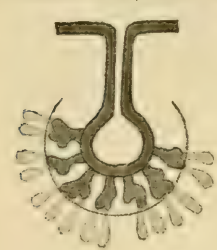
In der Tat ordnen sich die Zellen des proximalen Endes der Schläuche an ihren Wänden zur Bildung eines Pflasterepithels mit verhornten oberflächlichen Schichten, welche ein feines, zentrales Lumen begrenzen. Gleichzeitig wird dieser Teil des Schlauches bedeutend dicker als der periphere. Dieser behält noch eine gewisse Zeit lang die embryonalen Eigenschaften bei und wächst weiter peripheriewärts an. Am 15. Lebenstage sind die Schläuche fast vollständig durchgängig: ausserdem beginnt man in ihrem Epithel Sekretbildung zu bemerken.

Das Sekret erscheint in Form von winzigen Fetttropfen, die sich in den Zellen der mittleren Schichten des Epithels gebildet haben (Tafel XII, Fig. 6), die polygonale Form besitzen und zu der Malpighischen Schicht gehören. Die Hornschicht wird so gänzlich isoliert und fällt in das Schlauchinnere, wo sie einen bräunlichen Detritus bildet. Diese Erscheinungen sind schon am achten Tage augenscheinlich, an welchem die Fetttropfen in grosser Zahl auftreten und man in vielen Zellen des Epithels schon das Protoplasmanetzwerk wahrnimmt.

Diese Modifikationen trifft man zum Teil auch in den Wänden der Grübchen der Schwammportion; hier jedoch schreiten die Erscheinungen viel langsamer fort. In der Tat hat auch bei einen Monat alten Kücken das Epithel dieses Teiles in seiner Gesamtheit eine dunklere Färbung als das der Schläuche: und die es zusammensetzenden Zellen sind kleiner und körniger als die der Schläuche. Erst beim Ausgewachsenen nimmt es Drüsenstruktur und Funktion an.

Fassen wir das Gesagte in wenigen Worten zusammen, so können wir die Entwicklung der Bürzeldrüse beim Huhn schematisch in drei Hauptphasen einteilen, die selbstverständlich etwas untereinander verschmelzen:

1. Es bilden sich die beiden primären Einbuchtungen in Fiascoform, aus denen der Drüsenhohlraum hervorgeht.


Fig. 8.

2. Aus den Wänden derselben bilden sich zahlreiche grosse, unregelmässige Knospen nach Art von Kämmen, die zuerst fest sind und dann hohl werden, und aus denen die Schwammportion hervorgehen wird.

3. Aus diesen primären Knospen entstehen weitere sekundäre kleinere Knospen die gleichfalls zuerst fest sind und die den Drüsenschläuchen den Ursprung geben werden.

Passer.

Wie man begreift, habe ich mich für diesen Teil meiner Untersuchungen dadurch erzielter Embryonen bedienen müssen, dass ich in verschiedenen Nestern, die ich mir habe verschaffen können, vorgefundene Eier öffnete. Es ist mir deshalb nicht möglich gewesen, genau das Alter der untersuchten Entwicklungsstufen zu bestimmen und habe ich mich darauf beschränken müssen, die Aufeinanderfolge festzusetzen, indem ich mich dabei auf die grössere oder geringere Entwicklung des ganzen Embryos und seiner am meisten sichtbaren Organe stützte. Nur in einem Fall gelang es, in der Brutmaschine die Ausbrütung einiger Eier des Genus Sylvia zu erreichen, und die dadurch erlangten Jungen waren mir von grösstem Nutzen.

Auch beim Sperling und den verwandten Vögeln gibt sich die erste Anlage der Bürzeldrüse in Form von zwei weiten, an

den Seiten der Mittellinie gelegenen Einsenkungen kund. Diese Einsenkungen haben vollkommen glatte Wände und sind mit einer nicht modifizierten (oder nur etwas dickeren) Epidermis ausgekleidet, welche die gleichen Eigenschaften der beim Huhn beobachteten besitzt. Von den Einstülpungen beim Huhn weichen sie jedoch dadurch ab, dass sie weniger tief und nach aussen

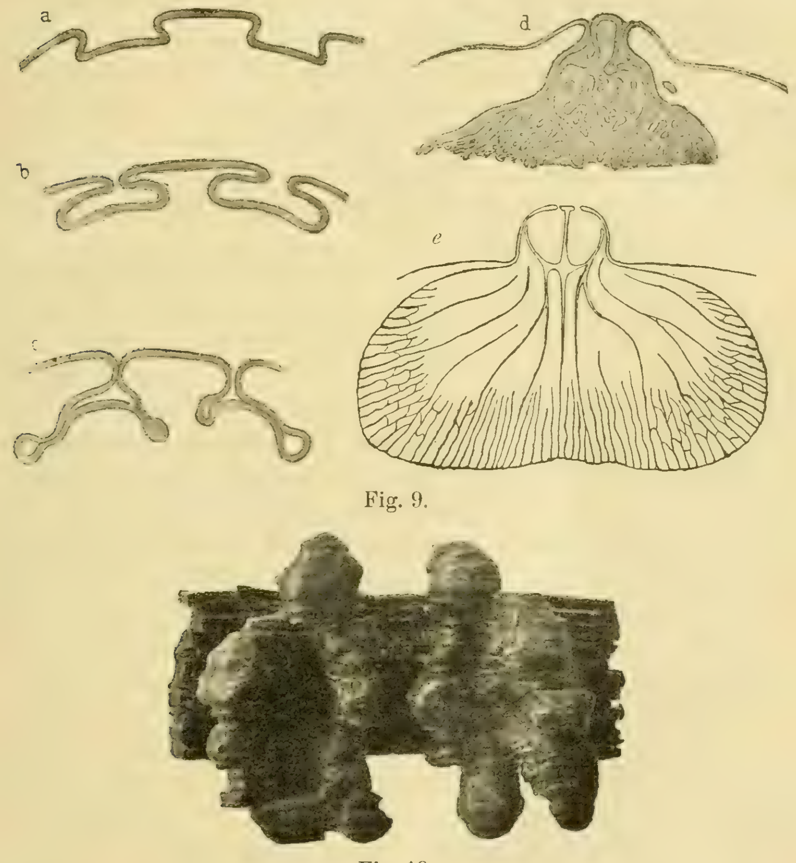


Fig. 9.

Fig. 10.

weiter offen sind. Diese Einsenkungen vertiefen sich in der Folge und ihre Ränder nähern sich, indem sie sich emporheben, einander und streben sich zu verschmelzen, was jedoch erst sehr spät erfolgt. Auf dieser Stufe hat die Drüsenanlage das Aussehen von zwei parallel zu der Hautoberfläche gelegenen feinen Spalten angenommen, die leicht gewölbt sind und mit der Kon-

kavität nach unten und nach aussen vermittelst einer länglichen in ihrer Wölbung angebrachten Öffnung kommunizieren. Gleichzeitig sehen wir, dass von diesen primären Einbuchtungen sich zahlreiche grosse und fast von Beginn an hohle Ausstülpungen ablösen, welche mit einem geschwellten, rundlichen Ende abschliessen. Im Gegensatz zum Huhn jedoch trennen sich diese Abzweigungen nur von den Rändern der primären Einbuchtung ab, namentlich vom Aussenrand, insofern vom Innenrand nur kleine und spärliche Zapfen abgehen. Keinen sieht man aus dem Boden hervorgehen. Das Epithel, welches den primären Hohlraum und seine Ausstülpungen bekleidet, hat das ursprüngliche Aussehen verloren und ist in ein geschichtetes Pflasterepithel übergegangen, dessen oberflächliche Schichten in Aufblätterung begriffen sind.

Bei fortschreitender Entwicklung sieht man, dass aus diesen Ausstülpungen, die immer mehr an Zahl und Umfang zunehmen, eine grosse Menge fester Epithelknöpfe hervorgeht in Form von mehr oder weniger langen Zylindern, die in der Folge in Drüsenschläuche übergehen. In der Zwischenzeit erfährt auch der Hohlraum Änderungen. Die Ränder der primären Einsenkungen haben sich fast vollständig verlötet, und die Kommunikation nach aussen erfolgt nur vermittelst zwei feiner Öffnungen, die die Kuppe einer kleinen halbkugeligen, die Anlage der Zitze darstellenden Erhöhung einnehmen. Während jedoch alle Teile der Drüse zunehmen, verbleibt die Höhlung fast stationär und kommt in das Innere der Zitze unterhalb der Epidermis zu liegen. Diese Erscheinungen sind beim Verlassen des Eies höchst evident.

Bei jungen, ungefähr einen Monat alten Sperlingen hat die Drüse schon eine äussere Konformation angenommen, die der des ausgewachsenen Sperlings sehr ähnlich ist. Innerlich jedoch besitzt sie eine Konstitution, die von dieser stark abweicht, indem sie noch eine embryonäre Disposition wiedergibt. Die beiden primären Höhlungen nehmen die Mitte der Zitze ein, welche schon vesikuläres Aussehen angenommen hat. Sie sind klein, rundlich. Von ihren Wänden, namentlich von der äusseren, gehen zahlreiche Gänge ab, die, sich vertiefend, gegen die Drüse sehr weit werden und von einander durch dünne Scheidewände getrennt sind. Ein jeder von diesen Gängen nimmt zahlreiche Drüsenschläuche auf, welche schon eine der des ausgewachsenen

Sperlings sehr nahe kommende Struktur haben. In diesem Stadium fehlt also im Zentrum der Drüse der weite Hohlraum, den wir in dem vollkommen entwickelten Organ antreffen. Die Bildung desselben erfolgt viel später infolge Verschwindens der Scheidewände, welche die sekundären Gänge von einander trennen. Das jedoch, was beim ausgewachsenen Individuum verbleibt, ist die untere Wand der primären Höhlung, welch jene den Hohlraum der Zitze von dem der Drüse trennende Scheidewand zu bilden scheint.

* * *

Nachdem wir so die Bürzeldrüse in verschiedenen Vogelarten untersucht und ihre Entwicklung bei zwei höchst verschiedenen Arten verfolgt haben, wollen wir zusehen, ob es möglich ist, einige Schlüsse inbezug auf die Art, wie die innerste Konstitution der Drüse aufzufassen ist, zu ziehen, und ob es möglich ist, die mannigfachen beobachteten Formen auf eine Grundform zurückzuführen.

Zunächst geht aus meinen Untersuchungen hervor, dass die Bürzeldrüse auf keine der gewöhnlichen Drüsentypen zurückgeführt werden kann. Es ist somit die schon von Pilliet aufgestellte Ansicht bestätigt, der sogar, wie schon erwähnt, aus der Bürzeldrüse (im Verein mit wenigen anderen Beispielen) einen Drüsentypus für sich machen möchte, dem dieser Autor den Namen einer glande à tube composée gegeben haben würde.

Inbezug auf die innerste Konstitution des Organs ist bekannt, dass Gegenbaur seit langer Zeit die Ansicht aufgestellt hat, dass in demselben „eine grössere Summe ursprünglich selbständiger Drüsen“ zu erblicken sei, welche „zu einem gemeinsamen Organ sich vereinigt hätten.“ Neuerdings schloss Orlandi bei Betrachtung der Drüse des ausgewachsenen Huhns unter diesem Gesichtspunkt, auf Grund einiger beobachteten Erscheinungen, dass die Drüse wirklich als aus zahlreichen einfachen verzweigten Schlauchdrüsen hervorgehend angesehen werden könne.

Aus den von uns gemachten Beobachtungen ergibt sich, dass in der Tat bei vielen Vögeln (Limosa, Strix) die Drüse aus zahlreichen sekundären, in zwei Hauptausführungsgängen konvergierenden Drüsen gebildet ist, von denen eine jede aus einer kleinen Gruppe von Drüsenschläuchen besteht, welche in einen

höhlungsartig erweiterten Ausführungsgang (sekundärer Ausführungsgang) münden. Eine jede von diesen Drüsen lässt sich vergleichen mit einigen von Schwalbe im äusseren Gehörgang beim Huhn und von Oppel in der Magenschleimhaut dieses Vogels beschriebenen Drüsenformen; ebenso zeigen sie Berührungspunkte mit den von Batelli und Giacomini beschriebenen Drüsenformen. Die Wände der Ausführungsgänge sind gegen die Schläuche mit Drüsenepithel bekleidet, gegen die Spitze mit einfachem Bekleidungsepithel: sie schieben sich sehr weit gegen den zentralen Hohlraum vor, welcher vollständig verschwindet. Dieser Drüsentypus (a) ist meines Erachtens wohl als der ursprüngliche

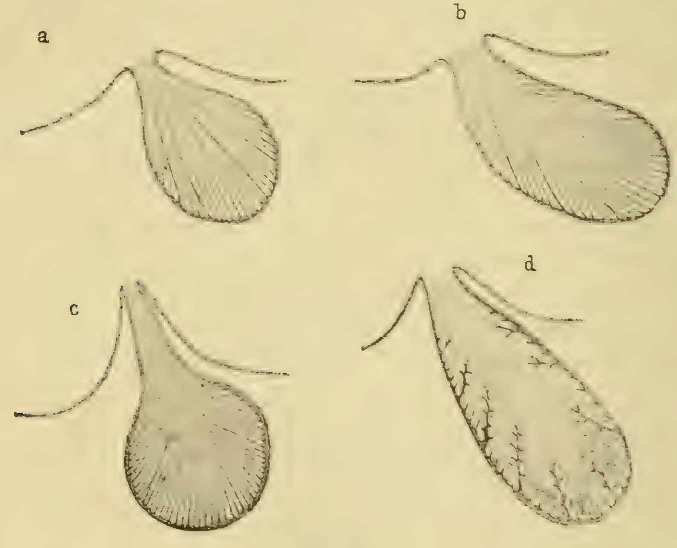


Fig. 11.

anzusehen und zwar nicht nur, weil wir ihn bei den niedersten Vogelgruppen (Limosa) vorfinden, sondern auch, weil wir ihn bei einigen Arten (Sperlingsvögel) als Übergangsstufe in der Entwicklung des Organs antreffen.

Von dieser ursprünglichen Form aus gelangt man stufenweise zu verschiedenartigen sekundären Formen infolge eines leicht begreiflichen Prozesses, der im wesentlichen in einer allmählichen Verkürzung der sekundären Ausführungsgänge und ihrer Scheidewände besteht, welche bewirkt, dass im Zentrum eines jeden Lappens eine von jeglicher Zwischenwand freie

Sammelhöhlung (b, Machaetes Larus) entsteht. Wenn dann diese Verkürzung an einen Punkt gelangt ist, wo von den sekundären Ausführungsgängen nichts als der mit Drüsenepithel bekleidete Teil übrig bleibt (Gallus Humida), so können wir innen von der Schicht der Drüsenschläuche (Schlauchabschnitt) eine zweite Drüsenschicht von schwammiger Struktur (Schwammabschnitt) unterscheiden, deren weite unregelmässige Zwischenräume auf den Wänden des zentralen Hohlraums als ebensoviele mehr oder weniger tiefe Grübchen sichtbar werden (Fig. 10c).

Schwieriger auf die ursprüngliche Form zurückzuführen ist der bei der Columba und dem Cuculus beobachtete Drüsentypus. In dieser Hinsicht darf man jedoch annehmen, dass der Schlauchteil der Drüse sich fast garnicht entwickelt habe und nur die Sackgassen der (der Schwammportion entsprechenden) sekundären Ausführungsgänge vorhanden sind, welche die Funktion der Sekretbereitung übernommen haben.[1])

Ein augenscheinlich involvierter Typus ist der bei den Sperlingsvögeln beobachtete, und zwar nicht nur weil bei derselben eine enge Verschmelzung der Lappen in einen medianen Lappen unter erheblicher Volumenverminderung der Drüse stattgefunden hat, sondern weil die Schläuche und ihr Epithel eine bedeutend einfachere Konstitution zeigen als die der Vögel ist, bei denen die Drüse eine höchst aktive Funktion vollführt.

Zusammenfassende Schlussbemerkungen.

1. Die Bürzeldrüse zeigt sich sehr verschiedenartig gebildet und es lassen sich in ihr eine primäre Form und weitere abgeleitete unterscheiden. Erstere resultiert augenscheinlich aus der Vereinigung einer grossen Anzahl von sekundären Drüsen. Bei der zweiten ist eine derartige Unterscheidung nicht mehr offenbar. Keine von diesen Drüsen lässt sich auf die gewöhnlichen Drüsentypen zurückführen.

2. Die Drüse besteht immer aus zwei gleichen Lappen, die bei einigen Arten (Anas, Machaetes, Limosa, Cuculus) deutlich

[1]) Dies vielleicht in Zusammenhang mit einer Involution des Organs, die in besonderem Masse bei den Tauben bemerkbar ist, von denen viele Varietäten drüsenlos sind (Darwin). Auch ich bin in die Lage gekommen, ein Individuum der untersuchten, normalerweise mit der Drüse versehenen Art zu beobachten, welches derselben gänzlich entbehrte, ohne dass dadurch das Gefieder gelitten hätte.

unterschieden und eine gewisse Strecke lang getrennt sind; bei anderen sind sie aufs engste zusammengeschlossen, aber nicht verschmolzen (Gallus, Falco, Athene); bei noch anderen endlich verschmelzen sie zu einem einzigen medianen Lappen, der jedoch stets auf die ursprüngliche Form zurückgeführt werden kann (Passer).

3. Im Zentrum eines jeden Lappens befindet sich im allgemeinen ein Sammelhohlraum, der stets weiter ist bei den ausgewachsenen Individuen als bei den jungen. Er fehlt bei einigen Arten, bei anderen findet sich nur einer, der aus der Vereinigung der Höhlungen der Lappen resultiert. In jedem Falle ist er als eine sekundäre auf Verschmelzung der Ausführungsgänge der sekundären Drüsen zurückzuführende Einrichtung anzusehen.

4. Bei vielen Arten sind die Wände der zentralen Höhlungen durch zahlreiche nach Form und Tiefe unregelmässige Grübchen eingenommen, welche die Sackgassen der Ausführungsgänge der einzelnen sekundären Drüsen sind, auf deren Verschwinden die Bildung des zentralen Hohlraums beruht.

5. Das Drüsengewebe bildet um den Hohlraum der Lappen eine Schicht von verschiedentlicher Dicke und kann in zwei nach ihrer morphologischen Bedeutung und dem Zeitpunkt ihrer Entwicklung verschiedene Zonen unterschieden werden; eine äussere ausschliesslich aus Schläuchen bestehende Zone (Schlauchabschnitt) und eine innere unregelmässige durch die Überreste der sekundären Ausführungsgänge gebildete (Schwammabschnitt). Die beiden Portionen sind in den zwei Arten in verschiedenem Maße repräsentiert.

6. Das Drüsenepithel besteht aus mehreren Reihen von Zellen, von denen die äussersten überaus reich sind an Fetttropfen und in Auflösung begriffen. Es kann in drei Hauptschichten unterschieden werden:

a) unterste Keimschicht,
b) mittlere Übergangsschicht,
c) oberflächliche Auflösungsschicht.

Es kann sehr dick sein (Gallus) und aus drei bis vier Zellenreihen bestehen (Passer), wobei es jedoch stets die Unterscheidung in die drei eben genannten Schichten beibehält. In seiner Dicke besitzt es zahlreiche Kapillarschlingen.

7. Die Kapsel bildet eine deutliche Hülle für einen jeden der Lappen da, wo diese getrennt sind. Sind dieselben hingegen verschmolzen, so erfährt die Kapsel allmählich dasselbe Schicksal und bildet zuletzt um die ganze Drüse eine einzige Hülle. Dieselbe ist ausschliesslich von Bindegewebsnatur und stammt aus dem Hautderma, in das es sich direkt fortsetzt. Die kontraktilen Muskelfaserzellen, die man bei vielen Vögeln an der Zitze und der Verengerung der Lappen antrifft. sind von derselben ganz und gar unterschieden. Dieselben bilden an der Zitze einen Schliessmuskel, an der Verengerung der Lappen einen Detrusormuskel.

8. Die Zitze kann länglich und dünn, kurz und dick und zuweilen an der Spitze mit Federn ausgerüstet sein. Bei den Sperlingsvögeln ist sie kugelförmig, in der Mitte durch zwei Höhlungen ausgehöhlt, welche ihr ein vesikuläres Aussehen verleihen. Im allgemeinen zeigt sie immer zwei Ausführungsgänge. Wie die Kapsel ist sie überaus reich an elastischen Fasern.

9. Gefässe und Nerven bilden in dem intertubulären Bindegewebe ein reiches Netz, welches die Drüsenschläuche eng umspinnt. Von dem Gefässnetz gehen Capillarschlingen ab, welche in die Dicke des Epithels eindringen. Bei vielen Vögeln bemerkt man zwischen den Schläuchen und an den Wänden der zentralen Hohlräume eine gewisse Anzahl von Lymphfollikeln.

10. Beim Huhn geht die Drüse aus zwei Vertiefungen hervor, welche zwischen dem neunten und zehnten Tag der Bebrütung an den Seiten der Mittellinie sichtbar werden, und in ihrer Entwicklung lassen sich drei Phasen unterscheiden:

a) Bildung von zwei Einbuchtungen in Faserform (primäre Einbuchtungen), ans denen der Drüsenhohlraum hervorgehen wird.

b) Aus den Wänden dieser Einbuchtungen entstehen feste Epithelknospen in Form von Kämmen (primäre Knospen), die sich bald aushöhlen und der Schwammportion den Ursprung geben.

c) Aus den primären Knospen entstehen dünne lange Epithelzapfen (sekundäre Knospen), aus denen sich die Schläuche bilden werden.

11. Beim Sperling findet man den Unterschied, dass die primären Einbuchtungen der grösseren Achse gemäss abgeplattet

und bedeutend der Cutis genähert sind und dass die primären Knospen nur aus ihren Rändern hervorgehen. Die Drüsenhöhlung bildet sich durch Verschmelzung der Zwischenräume der Schwammportion; aus den primären Einbuchtungen bilden sich hingegen die beiden Höhlungen der Zitze.

Anmerkung.

Seit geraumer Zeit schon hatte ich diese Untersuchungen zu Ende geführt und kurz darüber auf der vom 5. bis 10. April 1905 in Portoferraio gehaltenen Zusammenkunft der italienischen zoologischen Vereinigung berichtet, als ich Gelegenheit hatte, im zweiten Heft des Arch. f. mikr. Anatomie und Entwicklungsgeschichte (11. Mai 1905) eine Arbeit der Frau Stern mit dem Titel „Histologische Beiträge zur Sekretion der Bürzeldrüse" zu lesen. Obschon sich nun Frau Stern in derselben nur mit dem Sekretionsprozess der Bürzeldrüse der Ente beschäftigt, über den ich infolge des Charakters meiner Arbeit gezwungen gewesen bin hinwegzugehen, so halte ich es doch für angebracht, bei dieser Gelegenheit folgende Beobachtungen zu machen.

Die Unterscheidung in drei Zonen, die Frau Stern bei dem Drüsengewebe der Ente macht, ist durchaus verschieden von der von mir geübten in Schwammabschnitt und Schlauchabschnitt. Ersterer beruht auf der Verschiedenheit der chemischen und chromatischen Eigenschaften der verschiedenen Teile des Drüsengewebes, die zweite hingegen auf rein morphologischen Eigenschaften.

Was dann die Struktur dieser verschiedenen Teile angeht, so ist die von Frau Stern davon gegebene Beschreibung beinahe identisch mit der von mir in meiner ersten Mitteilung, die ich über diesen Gegenstand im Jahre 1892 veröffentlichte, davon gelieferten und dann in der Folge bestätigten Schilderung. In derselben rückte ich in der Tat die verschiedenen Eigenschaften der verschiedenartigen Epithelschichten, das Netzwerk im Zellenprotoplasma und verschiedenartige sonstige Eigentümlichkeiten ins Licht.

Ebenso stimmen unsere Forschungen in der Annahme überein, dass der der Drüsenhöhlung nächstgelegene Teil der Schläuche durch ein Epithel bekleidet ist, das viel dünner ist

als das des Bodens der Schläuche. Recht verschieden hingegen sind die Schlüsse, die wir daraus gezogen haben. Hat doch Frau Stern, nachdem sie beobachtet hatte, dass an diesen Stellen das Lumen des Schlauches weiter ist und eine grössere Menge Sekret enthält, angenommen, die Dünnheit des Epithels sei auf eine stärkere Zellenzerstörung zurückzuführen. Ich im Gegenteil deutete, gestützt auf die Untersuchung zahlreicher Vogelarten, bei denen es augenscheinlich ist, dass dieser Abschnitt der Schläuche durchaus keine Drüsenfunktion besitzt, diesen Teil des Schlauches als einen einfachen Ausführungsgang. Diese Ansicht scheint mir auch in vollkommener Übereinstimmung mit dem allgemeinen Prinzip der Physiologie zu sein, nach dem mit einer stärkeren Funktionalität (wie sie eben von Frau Stern beim Epithel dieses Abschnittes der Schläuche angenommen wird) auch eine stärkere Entwicklung der funktionierenden Entität Hand in Hand gehen muss; während in unserem Falle ganz das Gegenteil statt hätte.

Was endlich die verschiedenartigen, von Frau Stern im Innern der Epithelzellen beschriebenen Körnchenarten angeht, so kann ich mich in dieser Hinsicht nicht äussern, da die von uns verwandten Untersuchungsmethoden grundverschieden sind. Ich werde mich daher darauf beschränken, zu bemerken, dass schon Pilliet mitgeteilt hatte, dass die im Innern der Epithelzellen angetroffenen Sekrettropfen nicht von Fettnatur waren; und dass ch infolge der erzielten Reaktionen diese Behauptung nur für Zellen der untersten Schichten bestätigt hatte.

Am Schlusse dieser Untersuchungen erfülle ich die angenehme Pflicht, den Herren Prof. Bianchi und Prof. Ruffini für die Hospitalität und Ratschläge, mit denen sie mir in der zuvorkommendsten Weise entgegengekommen sind, meinen Dank auszusprechen: wie auch Herrn Arrighi-Griffoli, dessen Liebenswürdigkeit ich einen grossen Teil des Untersuchungsmaterials verdanke.

Erklärung der Tafeln XI und XII.

Tafel XI.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Bürzeldrüse des Huhns, bei geringer Vergrösserung gesehen. c. e. = Ausführungsgang; caps = Faserkapsel; cav = Sammelhöhlung, um die herum man die Scheidewände der Schwammportion und die schrägen Schnitte der Drüsenschläuche sieht. Färbung: Hämatoxylin, Eosin.

Fig. 2. Gruppe von Zellen der Mittelschicht bei starker Vergrösserung, bei denen das Protoplasmanetzwerk deutlich sichtbar ist. In einigen Kernen bemerkt man Anzeichen beginnender Alteration. Safranin.

Fig. 3. Drei Drüsenschläuche mit dem Netzwerk aus Nervenfasern. Methode Golgi-Cajal. Reichert Oc. 2, Ob. 2.

Fig. 4. Schräger Schnitt durch einen Drüsenschlauch des Huhns, in Flemmingscher Lösung fixiert und mit Safranin gefärbt. Die oberflächlichen Zellen erscheinen angefüllt mit Fettropfen. Koristka Oc. 1, Ob. 8.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Bürzeldrüse eines ungefähr einen Monat alten Hühnchens. Färbung nach von Gieson. In der Zitze (cap) sieht man die gelbgefärbten Muskelbündel eingebettet in das rotgefärbte Bindegewebe. Im Drüsengewebe bemerkt man die verschiedene Färbung des Epithels der Drüsenschläuche im Vergleich zu dem der Schwammportion. Reichert Oc. 1, Ob. 2.

Fig. 6. Capillarschlinge der Taube injiziert mit Berlinerblaugelatine. Koristka Oc. 1, Ob. 8*.

Tafel XII.

Fig. 1. Gruppe von Drüsenschläuchen des Huhns mit ihrem Capillarnetzwerk. Methode Golgi-Cajal. Koristka Oc. 2, Ob. 2.

Fig. 2. Längsschnitt der Drüse der Tanbe bei geringer Vergrösserung. Färbung nach Calleja. Bezeichnung wie in Fig. 1, Tafel XI.

Fig. 3. Gruppe von Drüsenschläuchen des Sperlings, zum Nachweis des verschiedenen Aussehens des Epithels im Vergleich zu dem des Huhns im Querschnitt gesehen. Safranin. Koristka Oc. 3, Ob. 8*.

Fig. 4. Drüsenepithel der Taube, in dessen Dicke man eine längsdurchschnittene Capillarschlinge (a. c.) und links von derselben zwei weitere transversal durchschnittene bemerkt. Koristka Oc. 3, Ob. 8*.

Fig. 5. Längsschnitt durch einen Lappen der Drüse des Käuzchens. Bezeichnungen wie bei Fig. 2. Gegen den Grund des Lappens sieht man die Schnitte der Drüsenschläuche, gegen den Ausführungsgang liegt die Schwammportion.

Fig. 7. Schräger Schnitt durch einen Drüsenschlauch eines fünf Tage alten Hühnchens, in dessen Zellen man die ersten Sekrettropfen sieht. Koristka Oc. 3, Ob. 8*.

Erklärung der in dem Text eingeschalteten Figuren.

Fig. 1. Bürzeldrüse des Huhns im Längsschnitt und bei geringer Vergrösserung, welche die charakteristische Gestaltung der zentralen Höhlungen der Lappen zeigt.
Fig. 2. Dasselbe bei der Taube.
Fig. 3. Längsschnitt durch die Bürzeldrüse von Luscinia, bei geringer Vergrösserung gesehen. ca = Zitze mit ihren beiden Höhlungen; cav = Drüsenhöhlung, in der man inmitten von Sekretansammlungen die Überreste der Scheidewände der Schwammportion sieht. s. i. = Überreste der Zwischenlappenscheidewand.
Fig. 4—4'. Querschnitte durch die Bürzeldrüse von Strix flammea, in verschiedener Höhe von der Zitze gegen den Drüsenkörper hin geführt, welche das Verhalten der Ausführungsgänge zeigen.
Fig. 5. Plastische Rekonstruktion der Bürzeldrüse des Huhns am zehnten Tage der Entwicklung.
Fig. 6. Plastische Rekonstruktion der Bürzeldrüse des Huhns am 14. Tage der Entwicklung, bei der die Bildung der Drüsenkämme schon deutlich sichtbar ist.
Fig. 7. Querschnitte durch der Bürzeldrüse des Huhns in verschiedenen Entwicklungsstufen und bei verschiedener Vergrösserung gesehen. a) 9. Tag, b) 11. Tag etc., c) 13. Tag, d) 15. Tag, e) 19. Tag, f) 21. Tag.
Fig. 8. Schema der Entwicklung der Bürzeldrüse beim Huhn.
Fig. 9. Entwicklung der Bürzeldrüse beim Sperling (halbschematisch).
Fig. 10. Plastische Rekonstruktion der Bürzeldrüse von Passer.
Fig. 11. Schemata der verschiedenen Formen der Bürzeldrüse. a) Limosa, b) Ente, c) Huhn, d) Taube.

Literaturverzeichnis.

1. Arrigoni degli Oddi: Atlante ornitologico. Milano, Hoepli, 1902.
2. Batelli e Giacomini: Contributo alla morfologia delle ghiandole salivari degli uccelli. Pisa 1891.
3. Bechstein: Gemeinnützige Naturgeschichte Deutschlands. Leipzig 1791.
4. Beddard: The genus Apterix. Novitates zoologicae. Vol. VI, London 1899.
5. Bert: C. R. de la Société de Biologie, 1872, pag. 49.
6. Blanchard: Mitteilungen über den Bau und Entwicklung der sogenannten fingerförmigen Drüsen bei den Knorpelfischen. Schenks Mitteilungen aus dem embryologischen Institut an der Wiener Universität. 1878, I. Teil, S. 179.
7. Bleinville: De l'organisation des animaux. Paris 1822.
8. Boll: Beiträge zur mikr. Anatomie der acinösen Drüsen. Berlin 1869.
9. Derselbe: Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 4, S. 147.

10. Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Vögel von Hans Gadow und Emil Selenka. Leipzig 1891. S. 488.
11. Chevreuil: C. R. de l'Academie des Sciences 1835 (nach Pilliet).
12. Cuvier: Leçons d'Anatomie comparée, rec. et publiées par M. Dumerie. Bruxelles 1840, Tome III, pag. 572.
13. Darwin: De la variation des animaux et des plantes à l'état domestique. Trad. p. Ed. Barbier. Paris, Reinwald 1879. Tome I, pag. 160.
14. Derselbe: L'origine des espèces. Trad. p. Ed. Barbier. Paris, Reinwald 1887, pag. 23.
15. Duval, M.: Compendio d'Istologia. Trad. da Fusari e Sala. Torino 1899.
16. De Jonge: Über das Sekret der Talgdrüsen der Vögel und sein Verhältnis zu den fetthaltigen Hautsekreten der Säugetiere insbesondere der Milch. Inaug.-Diss. Berlin 1879.
17. Emery: Compendio di Zoologia. Bologna, Zanichelli 1902.
18. Friderici II: De arte venandi cum avibus. Augusta Vindelicorum 1596. Cap. 31, S. 76.
19. Frey: Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen. Leipzig 1876.
20. Derselbe: Das Mikroskop und die mikroskopische Technik. Leipzig 1886
21. Gegenbaur: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898, I. Bd., S. 117.
22. Goubaux: C. R. de la Société de Biologie, Paris 1872, pag. 49.
23. Hertwig: Handbuch der vergl. u. exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena 1902, VI.—VIII. Lief., S. 253.
24. Kölliker: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1889.
25. Kossmann: Über die Talgdrüsen der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Leipzig 1871, XXI. Bd., S. 568.
26. Lacroix: De l'existence des cellules en panier dans les acines et les conduits excréteurs de la glande mammaire. C. R. de l'Acad. d. Sciences Paris 25. X. 1894.
27. Leod, Mac: Sur la structure de la glande de Harder du Canard domestique. Arch. de Biol. publ. p. van Beneden et van Bambeke. Paris 1880, T. I.
28. Leydig: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857, S. 84.
29. Lunghetti: Sulla fine struttura e sullo sviluppo della ghiandola uropigetica. Anat. Anzeiger 1902.
30. Derselbe: Contributo alla conoscenza della configurazione, struttura e sviluppo della ghuiandola uropigetica in diverse specie di uccelli. Archivio di Anatomia e Embriologia. Vol. II, fasc. I. Firenze 1903.
31. Derselbe: Ricerche sulla conformazione struttura, e sviluppo della ghiandola uropigetica. Rendiconto del convegno dell'Unione zoologica Italiana in Portoferraio. 15—20 Aprile 1905, pag. 220.
32. Maurer: Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1905, S. 333.
33. Mehnert: s. Prenant.

34. Muller, J.: De glandularum secernentium structura penitieri. Leipzig 1830, Liber III, S. 41, Taf. II.
35. Nitzsch: System der Pterilographie. Halle 1840, S. 54.
36. Oppel: Die Magendrüsen der Wirbeltiere. Anat. Anz. XI, 1896, S. 596.
37. Orlandi: Contribuzione allo studio della struttura e dello sviluppo della glandula uropigetica degli uccelli. Atti della Soc. lig. di Scienze Naturali Genova 1902.
38. Owen: On the Anatomy of vertebrates. London 1886, Vol. II, pag. 230.
39. Philipeaux: Expériences sur la glande du croupion faites sur le Canard domestique. C. R. de la Soc. de Biologie, 1872, pag. 49.
40. Pilliet: Note sur la glande sebacée des Oiseaux et sur le type glandulaire dans cette classe de vertebrés. Bull. de la Soc. Zool. de France, T. 14 1889, pag. 115.
41. Pilliet et Boulard: Sur quelques glandes conglomerées du tegument externe. Bul. de la Soc. Zool. de France, 1885, pag. 337.
42. Pilliet et Bigneu: Glande lacrymale d'une tortue géante. Ibid. pag. 60.
43. Prenaut, Bouin, Maillard: Traité d'Histologie. Tome I, Paris, Reinwald 1904.
44. Pycraft and Rothschild: A monograph of the Genus Casuarius. Trans. Zool. Soc. London, Vol. 15, 1900, pag. 109.
45. Ray, J.: Wisdom of God in the works of the creation. London 1691.
46. Röhmann: Über das Sekret der Bürzeldrüse. Beiträge zur chemischen Physiologie und Pathologie. Bd. V, 1904.
47. Schneider: Sammlung verschiedener Abhandlungen zur Aufklärung der Zoologie und Wandlungsgeschichten. Berlin 1784.
48. Schwalbe: Über den Gehörgangwulst der Vögel. Arch. f. Anat. und Phys., Anat. Abt., 1896, S. 42.
49. Siebold nnd Stannius: Nouveau manuel d'Anatomie comparée, trad. p. Spring et Lacordaire. Paris 1850, T. II, pag. 296.
50. Stern: Histologische Beiträge zur Sekretion der Bürzeldrüse. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickl., 66. Bd., 1905, S. 299.
51. Tiedemann: Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg 1810.
52. Vogt et Young: Traité d'anatomie comparée pratique. Paris 1896, pag. 750.
53. Wiedersheim: Grundriss d. vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1893.
54. Willughbeii: Ornithologiae libri tres. rec. J. Rey, London 1676.
55. Winkler und Schrötter: Zur Eleïdinfrage. Mitteilungen Embr. Inst. Wien, T. 2, 11. H., S. 35.

Aus dem pathologisch-anatomischen Institut in Wien.
Vorstand: Prof. Weichselbaum.

Über die Chromreaktion der Glandula coccygea und die Beziehungen dieser Drüse zum Nervus sympathicus.

Von
Privatdoz. Dr. **Oskar Stoerk.**

Mit zwei Textfiguren.

Dr. Thomson Walker beschäftigte sich 1897—1898 als Hospitant des Wiener pathologisch-anatomischen Instituts unter meiner Anleitung mit der normalen Anatomie und Histologie der Steissdrüse. Das zwei Jahre nach Walkers Abgange aus dem Institute in London fertiggestellte Manuskript kam infolge von Verzögerung durch äussere Umstände erst 1902 zur Übersetzung aus dem Englischen und schliesslich 1904 zur Drucklegung.[1]) Dem Originalmanuskript wurde (mit Ausnahme der Anmerkung über die Langerhansschen Zellhaufen S. 153) nichts Wesentliches hinzugefügt.

Die Angabe dieser Daten sei mit Rücksicht auf das Folgende entschuldigt. Im „Anatomischen Anzeiger" (25. Bd., S. 209—216, 27. Juli 1904) veröffentlichte nämlich A. Schaper „Einige Bemerkungen über das Wesen und die morphologische Stellung der Glandula coccygea (Glomus coccygeum)," deren Inhalt eine Kritik der Walkerschen Arbeit bildet — in dem Sinne, dass deren histologische Befunde zwar „manches Neue bringen," dass aber das Kapitel über das Wesen der Drüse in einigen Punkten der Ergänzung bedürfe. Die morphologische Übereinstimmung, welche Walker zwischen der Glandula coccygea und anderen „Drüsen ohne Ausführungsgang" zu konstatieren suchte, könne ausschliesslich für eine derselben, die Carotica, Geltung haben; „eine eingehendere Benutzung der spezielleren Literatur über diesen Gegenstand" würde diesbezüglich Walker „auf etwas sicherere Wege geführt haben." Diese speziellere Literatur der Carotica ist nach Schaper: Schaper (1892)[2]), Stilling (Rec. de l'univ. Lausanne 1892), Kohn (1900)[3]). Die beiden letzteren Autoren haben in der Carotica chromaffine Zellen nachweisen können, Kohn habe auch die histogenetische Beziehung der Carotica zum Sympathicus dargelegt, das gleiche Jacobsson (1899)[4]) für die Coccygea, Walker jedoch die Prüfung der Chromreaktion

[1]) „Über die menschliche Steissdrüse." Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 64 (1904), S. 121.

[2]) Archiv. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 40, S. 287.

[3]) Dasselbe Archiv, Bd. 56, S. 263.

[4]) Dasselbe Archiv, Bd. 53, S. 78.

für die Coccygea unterlassen, und darum sei es noch nicht möglich, „ohne jedes Bedenken die Steissdrüse als eine Schwesterdrüse der Carotisdrüse zu bezeichnen und mit ihr in die Gruppe der Paraganglien einzuordnen."

In einem „P. S." der Mitteilung Schapers heisst es dann, er habe „erst nach Drucklegung des Vorstehenden . . . . . . bei nochmaliger Einsicht der Walkerschen Arbeit" die Anmerkung Walkers (auf der ersten Seite) gelesen, nämlich: „Aus äusseren Gründen hat sich die Drucklegung des Manuskriptes dieser Arbeit um mehr als zwei Jahre verzögert. Ich wäre seinerzeit nicht darauf verfallen, mich mit der Frage der Chromaffinität der Coccygea zu beschäftigen, ich behalte mir vor, auf diese nunmehr aktuelle Frage später einmal einzugehen." Wenn auch Schaper bezüglich des „seinerzeit" nicht wissen konnte, dass „mehr als zwei Jahre" tatsächlich einer Verzögerung von sieben Jahren entsprochen hatte, hätte er doch auf die eben zitierte Bemerkung Walkers hin (Schapers Veröffentlichung erfolgte etwa ein halbes Jahr nach dem Erscheinen der Arbeit Walkers) demselben noch Frist gewähren können, das Versprechen bezüglich der Chromaffinitätsprüfung einzulösen. Damit wäre Schapers Mitteilung eigentlich gegenstandslos geworden; wenn er Walkers Arbeit ergänzen zu können glaubte, so wäre vielleicht zu erwarten gewesen, dass er selbst etwas Positives über die Chromaffinität der Coccygea auszusagen gewusst hätte und damit hätte er sich auch die Aufstellung der (vor ihm schon durch Kohn formulierten) Hypothese erspart, die wohl so ziemlich das einzig Wesentliche des Inhaltes seiner Mitteilung darstellt: „Heute schon scheint es mir auf Grund der bisher bereits aufgedeckten Tatsachen über die Entwicklung und Struktur der Steissdrüse kaum noch zweifelhaft, dass die typischen Zellen derselben sich als chromaffine Elemente entpuppen werden." Wir können aus dem folgenden vorwegnehmen, dass sich diese Voraussage nicht erfüllt hat. Hiermit sei der Hauptsache nach die Erwiderung an Schaper beendet. Im folgenden soll über die Ergebnisse der im Titel gekennzeichneten Untersuchungen berichtet werden, welche im Einverständnis mit Walker aufgenommen wurden, nachdem Walker selbst (derzeit Vorstand eines chirurgischen Spitals in London) nicht in der Lage war, sich mit wünschenswerter Beschleunigung dem Thema zu widmen.

Es erscheint angezeigt, einleitend in aller Kürze die Entwicklung der Kenntnis der Chromreaktion zu skizzieren. (Ausführl. diesbezügl. Kohn, das chromaffine Gewebe, Ergebn. der Anat. u. Entw., 1902, S. 254.) Seit ihrer Entdeckung durch Henle an den Markzellen der Nebenniere (1865) hat sie sich, wie man nunmehr wohl schon sagen darf, geradezu als eine spezifische Reaktion für eine bestimmte Gewebsart erwiesen, welche in histogenetischer Beziehung zum Sympathicus steht. Als die wichtigsten Etappen dieser Erkenntnis seien nur die folgenden angeführt. Stilling hat (1892)[1]) die Chromreaktion an Zellen der Glandula intercarotica beobachtet, ferner bei Hund, Katze und Kaninchen (menschliches Material stand ihm in erforderlicher

[1]) Du Ganglion intercarotidien, l. c.; aus Prioritätsgründen ausführlich zitiert in „Die chromophilen Zellen und Körperchen des Sympathicus" desselben Autors, Anat. Anzeiger, 31. Dez. 1898, S. 229.

Frische post mortem nicht zur Verfügung) analoge Zellgruppen in den Bauchganglien des Sympathicus, sowie aus solchen Zellen bestehende Körperchen, namentlich in der Nachbarschaft der Semilunarganglien. A. Kohn hat sich dann (1898 und die folgenden Jahre) unabhängig von Stillings Untersuchungen der Frage gewidmet und seinen Arbeiten ist die Auffassung der Gesamtheit der chromaffinen Zellen, Gewebe und Organe als eines Einheitlichen, eines Systems im Einzelindividuum wie in der Tierreihe zu danken.

Zur Prüfung der Frage der Chromreaktion der Zellen der Coccygea wurden die Steissenden einer beträchtlichen Anzahl menschlicher Embryonen verschiedener Fötalperioden[1]), wie auch an zahlreichen Exemplaren die entsprechende Region des Neugeborenen an Serienschnitten und schliesslich auch neupräparierte Coccygeae des postuterinen Lebens verschiedenen Alters nach Fixation des Gewebes in der für die Chromreaktion von Kohn empfohlenen Weise untersucht.

Das Ergebnis war übereinstimmend und ausnahmslos ein negatives. Es erwiesen sich nicht nur die durch Form, Stellung und Protoplasmabeschaffenheit so charakteristischen Coccygeazellen selbst gegen die Chromierung refraktär, sondern es ist mir auch niemals gelungen, zwischen diesen Zellen eingelagerte Einzelelemente mit positiver Chromreaktion zu sehen.[2])

Mit diesen wenigen Worten wäre das Ergebnis einer ziemlich langwierigen Untersuchungsreihe erledigt, ich kann mir aber nicht versagen, auch noch auf die dabei gewonnenen Befunde hinsichtlich der Beziehungen zwischen Steissdrüse und Sympathicus einzugehen, welche, wie mir scheint, in den bisherigen Darstellungen eine keineswegs einwandsfreie Schilderung erfahren und demgemäss zu Schlussfolgerungen geführt haben, welche nicht aufrecht zu erhalten sein dürften.

[1]) Für die gütige Unterstützung bei der Bearbeitung dieses Teiles meines Materiales bin ich Herrn Dr. H. Thaler, ehemaligem Hospitanten des Institutes, zu besonderem Dank verpflichtet

[2]) Bei Schaper, l. c. (S. 214), heisst es: „Weder aus dem Text noch aus den der Walkerschen Arbeit beigegebenen Textfiguren ist etwas über das Vorhandensein gelb oder bräunlich gefärbter Zellen zu ersehen. Sollte dies vielleicht nur darauf zurückzuführen sein, dass Walker sich keiner Chromsalzlösungen zur Fixation seiner Organe bediente?“ Schaper hat die Tabelle auf Seite 156 der Walkerschen Arbeit übersehen, aus welcher in genauer Spezifizierung hervorgeht, dass in 28 Fällen im Gemisch von Müllerscher Flüssigkeit mit Formol fixiert worden war.

Schon die grundlegende Beschreibung Luschkas[1]) bringt die bis zum heutigen Tage gültige diesbezügliche Anschauung in präziser Fassung (S. 55): „Ich habe dieses Organ, mit dem Vorbehalte, es für einen integrierenden Bestandteil des sympathischen Nervensystems zu erklären, einstweilen gewisser äusserer Qualitäten wegen in die sehr gemischte Gesellschaft der Drüsen ohne Ausführungsgang eingereiht."

Beim Studium der Begründung dieser Ansicht von seiten Luschkas tauchen unvermeidliche Zweifel auf. Es ist zu bewundern, welche feine Einzelheiten seinen anatomischen und mikroskopischen Untersuchungen zugänglich waren, aber die um ein halbes Jahrhundert weiterentwickelte mikroskopische Technik gestattet und zwingt uns, eine Reihe seiner Angaben als unrichtige und irrtümliche zu bezeichnen. Wenn Luschka beispielsweise zwei Befunde von Nervenfasern beschreibt, welche an der Oberfläche, resp. im Innern eines Steissdrüsenkörperchens mittels einer Ganglienzelle endigten, so kann ich mich eines Verdachtes nicht erwehren, der sich mir auch an einzelnen anderen Stellen seiner Schilderungen ergeben hat, dass er nämlich statt der Drüse, resp. statt einzelner Teildrüsen, gelegentlich beim Fötus und beim Neugeborenen verschiedenartige andere Gebilde dieser Gegend auspräpariert habe.

Ich möchte nur des genaueren auf Luschkas Mitteilungen über die Beziehung des Sympathicus zur Coccygea eingehen. Er beschreibt als erster die zarten Sympathicusästchen, „welche in der Mittellinie der unteren Steissbeinwirbel herablaufen und durch die rundliche Lücke in der Sehnenplatte des Afterhebers hindurchtreten. Es sind 2 bis 3 Fädchen von äusserster Feinheit, welche die sehr verdünnte Fortsetzung des Stammes der Arteria sacralis media begleiten . . . ." Es heisst dann weiter: „Nach dem Eintritt des Nerven in das Parenchym der Steissdrüse findet grösstenteils eine Auflösung desselben in Geflechte statt, welche mitunter eine wahrhaft netzförmige Anordnung zu erkennen geben." Dieser Eintritt „in das Parenchym" ist aber nur im Sinne der anatomischen Präparation zu verstehen, nicht im mikroskopischen Sinne, denn es heisst dann gleich: „Mit nicht geringen Schwierigkeiten ist die Erforschung der Endigungsweise der Nervenfasern der Steissdrüse verknüpft. Meist entzieht

[1]) Der Hirnanhang und die Steissdrüse des Menschen. Berlin 1860.

sich dieselbe in der Faserhülle der Blasen und Schläuche dem Blicke gänzlich. Eine Art der Endigung habe ich jedoch im Parenchym jenes Organes wiederholt mit vollkommener Bestimmtheit erkannt . . . .," es folgt nun die Beschreibung der beiden erwähnten Fälle mit Endigung der Nervenfaser in eine Ganglienzelle. Es ist demnach Luschka ausser in diesen beiden Fällen nicht gelungen, die Nervenfasern weiter als bis zu den bindegewebigen Hüllen der Teildrüsen zu verfolgen und die erwähnten „Geflechte" verlaufen in und mit diesen Hüllen. Das Gleiche gilt dann auch für Luschkas bezügliche Angaben in der „Anatomie des menschlichen Beckens" (Tübingen 1864, S. 195).

In einer mit der eben vorgebrachten übereinstimmenden Auffassung führt auch Jacobsson[1]) den Befund Luschkas an, indem er von den zwei oder drei feinen Sympathicuszweigen spricht, welche „zur Drüse verlaufen, in deren Stroma sie späterhin eine plexusartige Verbreitung bilden. Ich kann die Richtigkeit dieser Angaben Luschkas . . . . . bestätigen."

Ich habe nun an einer Reihe von lebenswarmen Früchten in späteren Abschnitten der Fötalzeit wie auch an Neugeborenen (unmittelbar post mortem) die Steissdrüse samt Umgebung in Serienschnitten (von 4 bis 6 μ Schnittdicke) mittels des Ramon y Cajalschen Ammoniakalkohol-Verfahrens wie auch mittels der Markscheidenfärbung geprüft und kann diesbezüglich aussagen, dass in keinem der untersuchten Fälle ein Eintreten von Nervenfasern, weder Remakscher noch markhaltiger in den Komplex, resp. die Komplexe der epithelähnlichen Coccygeazellen nachzuweisen war — wenn auch Nervenfaserbündel in nächster Nachbarschaft der Drüse, resp. der Teildrüsen, fast stets sichtbar waren. Es soll dieses Verhalten noch eingehender zur Sprache kommen, ich möchte zunächst aber versuchen, die Ursache dieses engen räumlichen Nebeneinander aus den Befunden der früheren Embryonalperioden zu erklären.

Beim Studium der Schnittserien vom Steissende junger Föten (von etwa 20 mm Scheitelsohlenlänge angefangen) gewann ich nämlich den Eindruck, dass die Entwicklung der Sympathicusramifikation derjenigen der A. sacr. media und insbesondere der Ausbildung der Ramifikation der letzteren voraneile, derart, dass

[1]) Beitr. zur Kenntnis der fötalen Entwicklung der Steissdrüse. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 53, 1899, S. 78.

sich die Arterie im Längswachstum ihres Endabschnittes, inbegriffen der Ästchen desselben, vielfach der präexistierenden Sympathicusramifikation gewissermassen als Geleise bedient. Eine strenge Gesetzmässigkeit der Verlaufsrichtung von Arterie und Nerv scheint dabei nicht zu bestehen; sowohl in der Sagittal- wie in der Frontalebene tauschen sie gelegentlich ihren Platz. Erst in späteren Fötalperioden scheint sich diesbezüglich das typische Verhältnis herzustellen, jedoch gilt das nur für die Hauptstämmchen und nicht für die Ramifikation.

Auf diese Weise sieht man also zwar nicht allenthalben, aber überaus häufig, Sympathicusfaserbündel und Arterienstamm oder -ästchen im innigsten Kontakt, ja an manchen Stellen auch derart, dass jegliche Zwischengewebselemente zwischen ihnen zu fehlen scheinen. Gerade gegen die Umbiegungsstelle um die Steissbeinspitze hin schien mir dieses Verhältnis häufig besonders ausgeprägt — also an jener Stelle, in deren Bereiche die Steissdrüse hauptsächlich zur Entwicklung kommt.

Die enge räumliche Beziehung zwischen A. sacr. media und N. sympathicus ist demnach von vornherein gegeben und besteht schon zu einer Zeit, wo von dem Vorhandensein einer Steissdrüse nichts erkennbar ist. Zu dieser Zeit ist das Verhalten des Zwischengewebes dieser Gegend ein gewissermassen noch indifferentes, erst später findet eine Strukturierung im Sinne der deutlichen und gesonderten Umhüllung einzelner Gebilde durch dichteres Zusammenrücken der Zwischengewebselemente an ihrer Peripherie statt, wie das zunächst in der Umgebung der Kreuz- und Steissbeinwirbel zu sehen ist. Aber auch beim Neugeborenen ist die Zwischengewebsgliederung bei weitem noch nicht in jener Schärfe zu sehen, welche sie in den Bildern des späteren Lebens zeigt.

Diese Beschaffenheit des Zwischengewebes scheint mir insbesondere bei den Verhältnissen jener bindegewebigen Anteile erwähnenswert, welche als Stroma und als Hülle oder Kapsel der Drüse, resp. der Teildrüsen beschrieben werden. Dem von Walker (l. c.) diesbezüglich Mitgeteilten, möchte ich noch folgendes anfügen. Beim Neugeborenen sieht man (mit Vorteil nach Färbung mittels der van Giesonschen Methode) wohl schon eine Art Kapsel um die Drüse in Form einer ziemlich gleichmässig breiten Lage eines kernärmeren, gröberfaserigen Binde-

gewebes; jedoch ist dasselbe gegen das benachbarte Bindegewebe an vielen Stellen unscharf abgesetzt, geht an solchen Stellen ohne Grenze in die Faserung der Nachbarschaft über und es umkreist nicht, wie in den späteren Lebensabschnitten, das Drüsenparenchym in ausgeprägten Zirkulärtouren. Auch das Drüsenstroma zeigt noch ein ganz anderes Aussehen, wie ja überhaupt der Bau der Drüse des Neugeborenen sich sehr wesentlich von dem der Drüse des späteren Lebens unterscheidet; die Drüse oder die Teildrüsen des Neugeborenen stellen je ein mehr kompaktes Ganzes mit einfacher Kontourierung in Form einer rundlichen oder ovalen, bisweilen auch einer hackenförmig um die Steissbeinspitze gekrümmten Bildung dar, innerhalb welcher allerdings die zukünftige konglomerierte Konfiguration schon angedeutet ist, indem die Drüsenzellen sich zu mantelartigen Lagen um je eines der kleinen Gefässlumina anordnen, deren stets eine gewisse Anzahl (etwa fünf bis zehn im Schnittbild einer mittelgrossen Einzeldrüse) in verschiedenartiger Verlaufsrichtung in einer solchen Bildung zu sehen ist; zwischen diesen Mänteln sind dann auch mehrfach, aber nicht durchgreifend, sehr zarte und spärliche Bindegewebslagen zu sehen — die Anlage des späteren Drüsenstromas.

In der Regel ziehen nun — beim Neugeborenen — die Sympathicusfaserbündel, durch die besprochene Kapsel vom Drüsenparenchym getrennt, an der Drüse vorbei; gelegentlich findet sich aber auch ein (meist ganz dünnes) Bündel, welches in die Kapsel selbst eintritt und eventuell auch eine Strecke weit sich unmittelbar an die Peripherie des Parenchyms anlegen kann, um dann nach kurzem intrakapsulären Verlauf in unveränderter Stärke den Kapselbereich wieder zu verlassen. Es macht den Eindruck, als wäre das betreffende Nervenästchen bei Ausbildung der Kapsel mehr zufällig in dieselbe gefasst worden, hineingeraten.

Bei der postuterinen Entwicklung der Coccygea, welche wesentlich in einer Verlängerung jener Gefässchen, deren Lumina vorhin erwähnt wurden, samt umkleidenden Zellmänteln besteht (die Zahl der Zellagen um je ein Gefässlumen scheint mir nicht in gleichem Verhältnis anzuwachsen,[1]) das Protoplasma der

[1]) Beim Neugeborenen und bei einem 34 cm-Fötus hatte ich Gelegenheit, schöne Mitosen zu sehen, ich glaube aber, dass die Zellvermehrung hauptsächlich ein Längen- und weniger ein Dickenwachstum der Mäntel zur Folge hat.

Einzelzelle nimmt aber deutlich an Volumen zu), wird der kompakte Verband der Einzeldrüse zur Formation eines etwa maulbeerartigen Gebildes gelockert. Bei diesem Auswachsen der von den Zellagen umscheideten Gefässe mag es wohl auch häufig zur Durch- und Umwachsung nachbarlich gelagerter Nervenabschnitte kommen. Auch die während der Wachstumsvergrösserung sicherlich häufig sich ergebende Verschmelzung benachbarter, ursprünglich gesonderter Teildrüsen zu gemeinsamen grösseren Gebilden mag das Bild einer Einverleibung von Nervenfaserbündeln in das Drüsenstroma gelegentlich hervorrufen. Dem früher beschriebenen, nämlich der innigen topischen Beziehung zwischen den Ramifikationen von Sympathicus und A. sacr. med. entsprechend, scheint mir die Annahme der Häufigkeit solcher „Pseudoeinverleibungs“ - vorgänge recht wahrscheinlich. Die Drüsen-„Kapsel“ des Neugeborenen ist dabei wohl sicherlich kein endgültiges Gebilde und werden dem früher skizzierten weiteren Entwicklungsgang gemäss wohl mehrfach Anteile der ursprünglichen „Kapsel“ zu späterem „Stroma“.

Es erscheint mir nach dem Ausgeführten recht begreiflich, dass sich in der nächsten Umgebung der Drüse und mehrfach auch in den bindegewebigen Partien zwischen den Teildrüsen, resp. dann im „Stroma“ der Drüse des späteren Lebens, Nervenfaserbündel in grösserer oder geringerer Reichlichkeit nachweisen lassen, weil eben diese Bindegewebspartien vorwiegend Anteile des nervenreichen Zwischengewebes der Coccygealgegend sind, welche erst allmählich im Laufe der Entwicklung und des Wachstums in das Gebiet der Drüse einbezogen wurden. Ich könnte auch durchaus nicht behaupten, dass der Reichtum an Nervenfasern des intraglandulären Zwischengewebes grösser sei als der des extraglandulären, vielmehr scheint mir eher das Gegenteil der Fall zu sein; die Art und Weise der Nervenverteilung im intraglandulären Gebiet scheint mir auch nicht die von seiten mehrerer Autoren gegebene Darstellung im Sinne einer „plexusartigen Anordnung“ zu rechtfertigen.

Ich muss also auf Grund meiner histologischen Befunde eine innigere Beziehung (und zwar auch im Sinne der Histogenese) zwischen Sympathicus und Steissdrüse entschieden in Abrede stellen und schliesse mich der Auffassung Arnolds[1]) an (natür-

[1]) Virch. Arch., Bd. 32, S. 293.

lich nur im morphologischen und genetischen Sinne, mit Ausschaltung seiner irrtümlichen Deutung der Drüsenzellen), welche in seiner Namensgebung für die Drüse „glomeruli arteriosi coccygei“ (l. c. S. 322) zum Ausdruck kommt; das formgebende und zunächst in die Augen springende an der Steissdrüse sind die achsial in ihren Einzelanteilen verlaufenden Gefässchen, welche Arnold als zum Teil ampullenförmige Säcke, zuerst durch Injektion von der A. sacr. med. aus, als Ramifikationen derselben darzustellen in der Lage war. Diese typische achsiale Gefässlagerung entspricht auch den Verhältnissen bei den fötalen Bildern der Drüse, deren jüngstes mit Sicherheit agnoszierbares Stadium ich bei einem Fötus von 150 mm in Form einer Zellmasse gesehen zu haben glaube, welche in zwei- bis fünffacher Lage noch wenig protoplasmareicher, vorwiegend längsgestellter ovaler Zellen die Arterie im Bereiche ihres Endabschnittes bis zur Steissbeinspitze und einzelne kleine Ästchen auf eine Strecke hin mantelartig umgab: eine morphologische scharfe Abgrenzung von den (in diesem Fötalstadium noch) plumpen Mediazellen war hier nicht allenthalben möglich, nur stellenweise war eine deutlichere Unterscheidung dadurch gesichert, dass die Drüsenzellen, wenn mit ausgesprochen längsovaler Form, der Gefässachse parallel, also mit ihrer Achse senkrecht auf die Längsachse der Mediazellen gelagert waren.[1]) Aber auch bei den späteren Stadien, in welchen die Drüse schon leicht erkennbar ist, indem ihre Form beiläufig der des Neugeborenen gleicht, kommt dieser achsiale Gefässverlauf, resp. die mantelartige Konfiguration der Drüsenzellmasse um das Endothelrohr unzweideutig zur Ansicht — ein Verhältnis, welches, wie früher erwähnt, dann auch noch während des postuterinen Drüsenwachstums zu Recht besteht.

Auf die weiteren Einzelheiten der Darstellung Arnolds einzugehen, ist hier nicht der Platz. Dass er in den mikroskopischen Bildern von seinen Injektionspräparaten die wirklichen

[1]) Tatsächlich glaube ich, beträchtlich jüngere Drüsenstadien in meinen Fötenserien gesehen zu haben, nämlich im Niveau des Steissbeinendes gelegene Formationen unter dem Bilde einer umschriebenen und ringsum gleichmässigen Mediazellwucherung an der Art. sacr. med., es wäre aber zur einwandsfreien Feststellung ihrer Steissdrüsennatur das vergleichende Studium der Bilder einer lückenlosen Reihe menschlicher Föten erforderlich gewesen, was mir mein Material leider nicht gestattete.

Gefässendothelien im Drüsenbereiche nicht zu Gesicht bekam, sondern die Drüsenzellagen als einen lumenumkleidenden Anteil ansah, welcher in „unverhältnismässiger Entwicklung“ die Fortsetzung des Gefässendothels darstellen sollte, ist durch die Untersuchungen Sertolis[1]) und Eberths[2]) in endgültiger Weise als Irrtum gekennzeichnet und richtig gestellt worden. Ob die von Eberth für das Organ angewendete Benennung „Plexus vasculosus coccygeus“ (S. 213) derjenigen Arnolds vorzuziehen sei, scheint mir eine nicht eben wesentliche Frage, ich akzeptiere lieber den Vorschlag Sertolis, vorläufig „die alte, vom Entdecker ihm gegebene Benennung „Steissdrüse“ beizubehalten,“ „in der Erwartung, dass neue Untersuchungen etwas Licht über die Funktion dieses Organs bringen werden.“ Beiläufig gesagt, hat sich letztere Erwartung bisher noch nicht erfüllt und wird, wie ich befürchte, noch lange unerfüllt bleiben. Dafür scheint mir der Umstand zu sprechen, dass trotz sehr zahlreicher Exstirpationen der Drüse bisher noch niemals von spezifischen Ausfallserscheinungen berichtet worden ist; ich meine nämlich die so häufigen Fälle von Resektion des Kreuz- und Steissbeines, welche ja gegenwärtig in ausgedehnter Weise von den Chirurgen vorgenommen werden und zweifellos eine radikale Entfernung der Drüse mit sich bringen; obwohl eine grosse Zahl solcher Fälle viele Jahre hindurch, beispielsweise wegen der Gefahr eines Karkinomrezidivs, genau in Evidenz gehalten werden, ist noch niemals über Symptome, welche im Sinne von Ausfallserscheinungen gedeutet werden könnten, berichtet worden. Vielleicht wird doch noch der vergleichenden Anatomie, trotz der diesbezüglich wenig befriedigenden bisherigen Ergebnisse, in der Coccygeafrage die Aufklärung vorbehalten bleiben.

Ich hatte im früheren Gelegenheit gehabt, meine Zweifel über die Befunde Luschkas hinsichtlich der innigeren Beziehung zwischen Sympathicus und Drüse zu begründen. Ähnlicher Zweifel ergibt sich mir bei der einzigen modernen Publikation, welche sich, vorwiegend entwicklungsgeschichtlich, mit diesem Teil der Coccygeafrage, und zwar gleichsinnig mit Luschkas Ergebnissen, beschäftigt, der bereits zitierten Veröffentlichung Jacobssons.

---

[1]) Virch. Arch., Bd. 42, 1868, S. 370.

[2]) Strickers Handbuch der Lehre von den Gew., 1. Bd., 1871, S. 209.

An einem Fötus von 11 cm Körperlänge findet er 150 μ über der Steissbeinspitze ein zellreiches Gebilde, Arterie, Vene und sympathische Nerven enthaltend: „Die Nerven, von denen die Gefässe dicht umsponnen werden, enthalten ausser Fasern noch zahlreiche Zellen; hauptsächlich die letzteren verleihen der betreffenden Partie ihr kompaktes Aussehen.“ Weiter kranialwärts 500 (!) μ von der Steissbeinspitze ein analoges Knötchen. „Beide Zellenanhäufungen dürften . . . . auf die Drüsenanlage Bezug haben.“ Bei einem 24 cm langen Fötus werden dann, unter Hinweis auf diese beiden Knötchen, ebenfalls zwei analoge Bildungen, 60 und 430 μ über der Steissbeinspitze, besprochen und werden diese Bildungen als „Steissdrüsen en miniature“ bezeichnet.

Zum erstenmal begegnet er „der Steissdrüse als einem selbständigen und scharf markierten Gebilde“ bei einem 15 cm langen Fötus. Sie lagert in der Gabel zwischen A. sacr. med. und einem Ästchen der Steissbeinspitzenumbiegung, ersterer entsprechend, und ist bereits bindegewebig abgekapselt. „Der dicht vorbeiziehende Sympathicus gibt an die Drüse mehrere Äste ab, die in mehreren Verästelungen durch die Kapsel zwischen die Parenchymzellen der Drüse hinein“ dringen, „wo man sie dann als feine von Eosin schwach rot gefärbte Fibrillen verfolgen kann. In welchem Verhältnis diese Nervenfasern zu den Parenchymzellen stehen, erhellt nicht aus den Bildern.“ Die Drüse erscheine nur spärlich und zwar in ihren Randpartien vaskularisiert.

Ich stehe nicht an, bezüglich aller dieser Gebilde, deren Beschreibung nach Jacobssons Darstellung hier in Kürze wiedergegeben wurde, mit Entschiedenheit anzunehmen, dass sie mit der Steissdrüse durchaus nichts zu tun haben. Er selbst charakterisiert die Gebilde am besten, wenn er bezüglich des zuletzterwähnten sagt, es stehe „dieses Zellklümpchen in einer so engen Verbindung mit dem sympathischen Ganglienstrange und entspricht auch in seiner Lage dessen unterem Ende, dass man gezwungenerweise das Parenchym als einen abgeschnürten Teil desselben, und die Zellen als modifizierte Ganglienzellen betrachten muss.“

Jacobsson hat die „sympathischen Bildungszellen“ und ihre weiteren Entwicklungsstadien, mit deren Bildern wir heute — dank der Forschungen der eingangs erwähnten Autoren — vertraut sind, nicht gekannt, sonst hätte er die bisher angeführten Gebilde richtig klassifiziert, nämlich als junge chromaffine Körperchen.

Seine Föten bis zur Körperlänge von 24 cm sind in Sublimat, Formalin oder Alkohol fixiert, es bestand also keine Möglichkeit der Chromreaktion, nur der 11 cm und der 12,2 cm lange in Müllerscher Flüssigkeit; aber auch bei denen von 24,5 cm bis

zur Reife, welche in letzterer Flüssigkeit fixiert waren, scheinen die chromaffinen Elemente seiner Beachtung entgangen zu sein.

Zu dieser Auffassung zwingen mich verschiedene Umstände: zunächst die Topographie und die Beschreibung der kleineren Gebilde, insbesondere dann aber auch die Abbildung und Schilderung der grösseren Bildung vom 15 cm langen Fötus.

Ausschlaggebend gerade bezüglich der letzteren erscheinen mir zwei Momente in der Darstellung Jacobssons: seine Angaben über das Verhalten der Gefässe und diejenigen über den Nervenbefund. An Gefässen, heisst es in der Beschreibung des grösseren Gebildes vom 15 cm langen Fötus, „gibt es . . . . äusserst wenige; nur sehr spärliche Kapillaren kommen in der Kapsel und den am meisten peripherisch gelegenen Teilen des Parenchyms vor.“ Dem früher Ausgeführten gemäss, scheint mir dieser an Schnittserien erhobene Befund allein schon für die Annahme massgebend, dass das beschriebene Gebilde mit der Steissdrüse nicht identisch ist — eben wegen des Fehlens eines zentralen arteriellen Gefässchens. Die (zitierte) Beschreibung der in das Parenchym eintretenden, als eosinrote Fibrillen zwischen die Parenchymzellen verfolgbaren sympathischen Nervenfasern, entspricht genau demjenigen, was man immer wieder, insbesondere auch an den jungen Formen der chromaffinen Körperchen, sehen kann und steht im diametralen Gegensatz zu allen Bildern, welche ich von der fötalen Steissdrüse gewonnen habe.

Bezüglich der Drüse des nächstgrösseren Fötus (24 cm Körperlänge) wird ausdrücklich auf ihr differentes Aussehen hingewiesen: „Anstatt der äusserst spärlichen Kapillaren, welche wir in der Kapsel und den peripherischen Teilen der Drüse fanden, sehen wir hier die ganze Drüsenmasse von einer Menge sinuös erweiterter vorkapillarer Arterien durchzogen.“ Die zugehörige Abbildung (Fig. 7) bringt dieses Verhalten auch klar zum Ausdruck. Hinsichtlich der Nerven beschränkt sich die Beschreibung leider auf den Satz: „Nerven ziehen von dem dicht nebenan gelegenen Sympathicus reichlich in das Organ ein“ und die Abbildung lässt sie vollkommen vermissen. Wären sie in diesem Falle mit gleicher Eindeutigkeit zu sehen gewesen, wie im vorangehenden, so wäre vielleicht eine eingehendere Beschreibung zu erwarten gewesen, und ich wage den Zweifel auszusprechen, ob dasjenige, was er in diesem Falle an seinen

15 μ dicken) Serienschnitten als Nervenfasern gedeutet hat, nicht vielmehr Anteile des Zwischengewebes waren, von welchem es heisst: „Von der Kapsel schieben sich kleinere Bindegewebsstreifen in das Parenchym hinein."

In der Beschreibung der weiteren Stadien, bis zum Erwachsenen, kommt das Verhalten der Nerven nicht mehr zur Sprache. Auch in der Zusammenfassung wird auf den intraglandulären Nervenbefund nur anlässlich der Erwähnung des Befundes beim 15 cm Fötus hingewiesen; im weiteren heisst es dann: „Dagegen müssen wir die Entstehung der Drüse aus dem Sympathicus als mehr denn wahrscheinlich erachten. Die primäre Drüsenanlage erscheint auf dem Platze des kaudalen Endes der Sympathicusanlage und hängt bereits von ihrem ersten Auftreten an und fortwährend mit dem Sympathicus nahe zusammen."

Den Beweis für die Richtigkeit letzterer Annahme einer genetischen Beziehung zwischen Drüse und Sympathicus scheint mir Jacobsson nicht erbracht zu haben und meine eigenen Befunde sprechen durchaus dagegen; ich muss auch seiner Darstellung: „Die Gefässe spielen bei der Entstehung des Organs eine sekundäre Rolle und wachsen erst, nachdem dieses bereits als ein selbständiger, distinkt markierter und gefässloser Zellenhaufen angelegt worden, in dasselbe hinein" mit Rücksicht darauf entgegentreten, dass sich die Anschauung Jacobssons ausschliesslich auf die Befunde gerade jener im früheren genauer besprochenen Gebilde zu stützen scheint, welche ich nicht als Frühstadien der Steissdrüsenentwicklung gelten lassen kann, sondern als chromaffine Körperchen ansprechen muss. Vielmehr habe ich aus meinen Fötenserien die Anschauung gewonnen, dass die ersten Formationen der Drüse an die Art. sacr. media resp. ihre Ästchen gebunden sind, welche sie als eine mantelartig angeordnete Zellmasse konzentrisch umlagern.

Die Darstellung Jacobssons über die Entstehung der Steissdrüse hat zur Folge gehabt, dass dieselbe als ein Glied in die Reihe der chromaffinen Gebilde reklamiert wurde, insbesondere seitdem das Gleiche für die Carotisdrüse, welche ja in manchen Punkten Ähnlichkeit mit der Steissdrüse aufweist, mit unzweideutigem Ergebnis ausgeführt worden war. So schreibt Kohn[1]) (S. 311): „Seit ihrer Entdeckung durch Luschka wird die Steiss-

[1]) l. c.

drüse immer in einem Atem mit der Carotisdrüse genannt. Von allen Wandlungen der Ansichten sind beide gemeinsam betroffen worden. Auch diesmal dürfte die Steissdrüse diesem Schicksale nicht entgehen. Die Untersuchungen Jacobssons haben ihre Abkunft vom Sympathicus sehr wahrscheinlich gemacht. Damit wäre eine wesentliche Vorbedingung für ihre Aufnahme unter die Paraganglien erfüllt." „Carotis- und Steissdrüse sind aber nur die zwei Endglieder der fortlaufenden Paraganglienkette, die dem Sympathicus angeschlossen ist."

Minder vorsichtig und umfänglicher hat Schaper (wie einleitend besprochen wurde) eine gleichsinnige Hypothese im darauffolgenden Jahre vertreten.

Es wurde im bisherigen — dem Vorschlag Sertolis entsprechend — von der Steissdrüse und von Drüsenzellen gesprochen. Damit sollte aber natürlich bezüglich der tatsächlichen Natur der Coccygea nicht präjudiziert werden. Die Frage, ob dem Protoplasma der Zellen der Steissdrüse eine spezifische (physikalische oder chemische) Funktion zukommt, entzieht sich vorläufig der Beantwortung, wenn auch manches morphologische Detail für eine solche Annahme zu sprechen scheint; abgesehen von der überaus reichlichen Vaskularisation[1]) würde der Annahme vielleicht auch die eigentümliche Protoplasmabeschaffenheit der Drüsenzellen nicht widersprechen. Es lässt sich nämlich an den embryonalen Drüsenbildern verschiedener Altersstufen verfolgen, wie die ursprünglich spindelige Zellform mehr und mehr in die ovale und gegen das Ende der Fötalzeit in eine unregelmässig rundliche (resp. infolge gegenseitiger Abplattung der Zellen polygonale) übergeht, proportionell der zunehmenden Succulenz des Protoplasmas, welche vom Ende der Fötalzeit an bleibend in der für die Steissdrüsenzelle so charakteristischen Protoplasmaunfärbbarkeit zum Ausdruck kommt: es macht den Eindruck, als würde der Kern inmitten einer die ganze Zelle erfüllenden Vakuole schweben. Nur an einzelnen Zellen wird gelegentlich ein zart färbbarer peripherer Protoplasmaanteil sichtbar. Ich habe alle in Betracht kommenden Färbungsmethoden (an Schnitten gehärteter Objekte, Gefrier-

[1]) Vergl. hierzu Walker (l. c.)

schnitte kamen nicht in Anwendung) mit negativem Erfolg angewendet, ebenso die Reaktionen auf Glykogen und Fett. Insbesondere sei auch das negative Ergebnis der Schleimreaktionen betont.

Vielleicht steht zu dem eben besprochenen auch die überaus häufig zur Beobachtung kommende eigentümliche Beschaffenheit des an die Drüsenzellen zunächst angrenzenden Zwischengewebes in Beziehung: es zeigt nämlich — von den späteren Stadien des Fötallebens an — eine Anordnung in auffallend weiten, oft fast rundlichen Maschen, wobei der Mascheninhalt gleichfalls bei den verschiedenartigsten Tinktionsmethoden ungefärbt bleibt.

Die Verfolgung des Entwicklungsganges der Steissdrüse lehrt, dass sie mit keinem der in Betracht kommenden Nachbar-

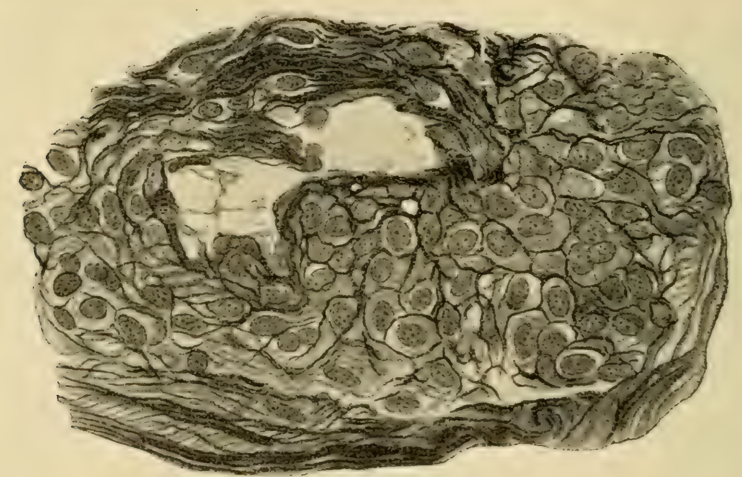


Fig. 1.
Spezif. Bindegewebsfärbung. Vergr. 600/1

organe (Canalis neurentericus, kaudales Chordaende, Steisswirbel; vergl. hierzu auch Jacobsson, l. c., S. 95) in genetische Beziehung gesetzt werden kann,[1]) und nachdem ich mich bemüht habe, ein

[1]) Andere nur gelegentlich in nachbarliche Beziehung zur Drüse tretende Gebilde bedürfen hierzu keiner Berücksichtigung; ich meine damit zunächst die bisweilen in auffallender Reichlichkeit vorhandenen Gebilde nach Art der Pacinischen Körperchen, insbesondere aber auch jene anormalen Formationen, welchen in der Histogenese der Sakralgeschwülste eine wichtige Rolle zukommt, über die in jüngster Zeit H. A. Thaler (Deut. Zeitschr. f Chir., Bd. 79, S. 112) und R. Meyer (Virch. Arch., Bd. 180, S. 334) berichtet haben.

Gleiches für den Sympathicus darzutun, käme gewissermassen schon per exclusionem nur mehr die Art. sacr. media in Betracht. Wesentlicher als diese Exclusion ist aber der Befund der Bilder früher Fötalperioden, in welchen die Steissdrüse, wie erwähnt, als umschriebene kurzspindelförmige Wandverdickung der Art. sacr. med. in Form einer ringsum gleichmässigen, die Gefässperipherie bildenden kleinen Zellmasse erscheint, deren spindelige Elemente zunächst von den Mediazellen nicht unterscheidbar sind.[1]) Die morphologische Übereinstimmung mit den kontraktilen Mediazellen, welche einen nicht unbeträchtlichen Abschnitt des

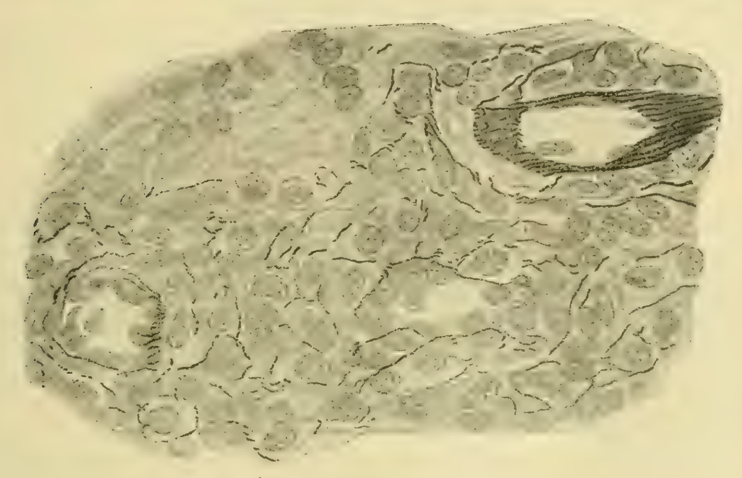


Fig. 2
Spezif. Elasticafärbung. Vergr. 600/1.

Fötallebens hindurch besteht, ist dabei vielleicht doch mehr als eine zufällige Ähnlichkeit räumlich aneinander grenzender Gebilde.

Vielleicht ist eine andere Beobachtung gleichsinnig verwertbar. Es lässt sich wiederholt konstatieren, dass eine in den Drüsenbereich eintretende Arterie ihre Media verliert, also mit kapillarer Wandbeschaffenheit ihren Weg fortsetzt — als wären die Mediazellen durch die Drüsenzellen abgelöst worden.

Ein weiteres Moment, welches ich hier heranziehen möchte, ist der Befund, welcher sich (bei Anwendung spezifischer Färbungen)

---

[1]) Bemerkenswert erscheint auch die gelegentliche Multiplizität solcher Bildungen in ganz gleichartiger Form, auch in relativ grösseren Abständen voneinander, beispielsweise vor und hinter dem Steissbein gelagert.

sowohl für Bindegewebs- wie auch für elastische Fasern im Bereiche der Drüsenzellen ergibt. Bezüglich beider Faserarten zeigt sich nämlich eine von der Wand des Zentralgefässes des betreffenden Drüsenanteiles ausstrahlende Ausbreitung zwischen die Drüsenzellen, in nächster Nachbarschaft des Zentralgefässes letztere stellenweise geradezu umspinnend, peripherwärts sich allmählich verlierend.[1]) An der Drüsen- resp. Teildrüsenperipherie zeigt sich häufig ein ähnliches Eindringen beider Faserarten und zwar in entgegengesetzter Richtung, zentripetal, meist nur auf die kurze Erstreckung von 2 bis 3 Zellagen, vom umgebenden Stroma her. (Bezüglich letzteren Befundes liesse sich an die Möglichkeit eines peripheren, gleichsam „infiltrativen" Drüsenwachstums denken; gegen eine solche Erklärung müsste ich einwenden, dass ich Mitosen niemals in dieser Randschichte, sondern immer nur inmitten der Zellmantelbreite gesehen habe.)

Die Bindegewebslagen um das zarte achsiale Gefäss sind oft recht reichlich, die elastischen Fasern spärlich, resp. letztere bestehen meist nur aus einer einzigen, dem Endothel anliegenden Faserlage, welche also einer Elastica interna entsprechen würde. Die von diesen Faserlagen abzweigenden, intercellulär sich verästelnden Bindegewebs- und elastischen Fasern scheinen mir in denjenigen Drüsenanteilen, welche das achsiale Gefäss nahe seinem Eintritt umgeben, am reichlichsten zu sein.

Dieser Befund einer intimen Beziehung der beiden Faserarten zu den Drüsenzellen scheint mir mit einer Vorstellung der letzteren als metamorphosierten Mediaelementen in einem gewissen Einklang zu stehen.

Natürlich hätte ein solcher Interpretationsversuch nur den Wert einer — noch sehr stützbedürftigen — Hypothese.

Es wäre vielleicht gerade im Anschluss an die letzten Ausführungen verlockend, auf die von einer Reihe von Autoren vertretene Anschauung der „perithelialen" Natur der Steissdrüse einzugehen. Ich möchte mich aber dessen vor allem aus dem Grunde enthalten, weil die Fassung des Begriffes des „perithelialen" nach den bisherigen Darstellungen durchaus keine einheitliche

[1]) Vergl. hierzu auch die übereinstimmende Angabe von Hleb-Koszanska („Peritheliom der Luschkaschen Steissdrüse im Kindesalter"). Zieglers Beiträge, Bd. 35, 1904, S. 589.

ist und diesbezügliche Erörterungen den Rahmen des Vorliegenden weitaus überschreiten müssten. Ich beabsichtige mich an anderer Stelle mit dieser Angelegenheit zu beschäftigen.

Resumé.

1. Die Zellen der Steissdrüse geben weder im fötalen noch im postfötalen Leben die Chromreaktion.
2. Eine histogenetische Beziehung zum Sympathicus ist nicht vorhanden.
3. Vielmehr ist eine solche Beziehung zu den Mediaelementen der Arteria sacralis media, respektive ihrer Ästchen, mit einiger Wahrscheinlichkeit zu vermuten.

Nachschrift. Nach Abschluss dieses Manuskriptes erlangte ich noch Kenntnis der Publikation v. Schumachers „Über die Nerven des Schwanzes der Säugetiere und des Menschen, mit besonderer Berücksichtigung des sympathischen Grenzstranges“,[1] in welcher (pag. 601) über sein negatives Ergebnis bei Untersuchung der Chromreaktion der Zellen zweier lebenswarm fixierter Steissdrüsen berichtet wird. In mündlicher Besprechung teilte mir der Autor mit, dass er, wie eine in Bälde abzuschliessende Untersuchungsreihe zeigen wird, bezüglich der Histogenese der Steissdrüse zu Ergebnissen kommt, welche mit denjenigen des Vorliegenden durchaus übereinstimmen.

---

[1]) Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Kl., 1905

Die erste Anlage der Arterien der vorderen Extremitäten bei den Vögeln.

Von

Hans Rabl.

Hierzu Tafel XIII—XV und 14 Textfiguren.

Die Frage nach dem Ursprung der Extremitätenarterien schien bis vor kurzem zu denjenigen Problemen zu gehören, welche bereits eine prinzipielle Lösung gefunden haben. Hochstetter, dem wir bekanntlich eine Reihe der wichtigsten Untersuchungen über die Entwicklung der Gefässe verdanken, lässt in seiner neuesten Bearbeitung dieses Gegenstandes[1]) keinen Zweifel aufkommen, dass die Arterien der Extremitäten Äste der Segmentalarterien seien. Auf Seite 85 schreibt er bezüglich der Arterien der Leibeswand und der Extremitäten: „Die Äste der ersten Art entspringen gewöhnlich aus dem dorsalen Umfang der Aorta paarig, in regelmässiger Aufeinanderfolge. — Sie sind, da sie zwischen den Ursegmenten verlaufen, zunächst intersegmental angeordnet. — Ihr Verbreitungsgebiet umfasst das Medullarrohr und die Leibeswandungen. — Die im Gebiete der Extremitätenanlagen abgehenden Arterienpaare sind stärker ausgebildet und werden später zu den Arterien der Extremitäten."

In der Tat sprachen bis vor kurzem sämtliche Untersuchungen zugunsten dieser Lehre. So nennt Dohrn[2]) bei Gelegenheit der Schilderung der Arterienanordnung bei Selachier-Embryonen die A. subclavia schlechtweg eine Vertebralis, allerdings „die in vieler Beziehung interessanteste." Die Bezeichnung A. vertebralis erscheint hier synonym mit dem von Hochstetter verwendeten Ausdruck „Segmentalarterie". Ich will diese Arterien, die Interprotovertebralarterien P. Albrechts, im

[1]) Die Entwicklung des Blutgefäss-Systems. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, herausgegeben von O. Hertwig, III. Bd.

[2]) Studien der Urgeschichte des Wirbeltierkörpers XV. Neue Grundlagen zur Beurteilung der Metamerie des Kopfes. Mitteilungen aus der zool. Station zu Neapel, IX. Bd.

folgenden als „dorsale Segmentalarterien" bezeichnen, da neuere Untersuchungen gezeigt haben, dass es auch andere Segmentalarterien gibt, die im Gegensatz zu jenen aus dem seitlichen und ventralen Umfange der Aorta entspringen. Das interessante im Verhalten der Subclavia liegt nach Dohrn in ihrer Beziehung zum Grenzstrang des Sympathicus, welcher von dem Gefäss in der Weise gekreuzt wird, dass ein kleinerer Teil vor, ein grösserer hinter der Arterie zu liegen kommt; ferner darin, dass abgelöste Ganglien die Subclavia auch in ihrem weiteren Laufe begleiten. Sie liegt unmittelbar vor der Spitze der Segmentalorgane und ist daher — von vorne gezählt — die letzte Vertebralis, welche keinen Ast zur Niere entsendet.

Betreffs der A. subclaviae der Amphibien liegen zwar keine speziellen Angaben vor, doch entspringen diese Gefässe auch hier direkt aus der Rückenaorta, so dass ihrer Auffassung als Äste eines besonderen Paares von Leibeswandarterien keine Schwierigkeit im Wege steht.

In der Klasse der Amnioten kann man zwei verschiedene Subclavien unterscheiden, wie zuerst Mackay[1]) auseinander gesetzt hat; ein dorsales und ein ventrales Gefäss. Das erstere ist bei den Lacertiliern und bei den meisten Säugetieren vorhanden, das letztere erscheint bei Cheloniern und Krokodiliern, bei allen Vögeln und bei den Cetaceen. Doch bildet es gerade das Verdienst Hochstetters,[2]) gezeigt zu haben, dass die erste Anlage des Gefässes bei den Vögeln in derselben Weise wie bei den Lacertiliern und Säugetieren erfolgt. Es erscheint nämlich bei allen untersuchten Arten die Subclavia ursprünglich mit einer dorsalen Segmentalarterie verbunden. Bei Lacerta ist dies die siebente Segmentalarterie, beimHühnchen die 15., beim Kaninchen und ebenso beim Menschen die sechste. Während aber bei den Lacertiliern die Subclavien zeitlebens aus den Aortenwurzeln entspringen und sie bei den meisten Säugetieren nur infolge sekundärer Vorgänge im Bereiche der Aortenbogen zu scheinbaren Ästen derselben werden, gehen sie bei den Vögeln zu

[1]) The Development of the Branchial Arterial Arches in Birds, with special reference to the Origin of the Subclavians and Carotids. Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. CLXXIX, 1889.

[2]) Über den Ursprung der Arteria subclavia der Vögel. Morphol. Jahrbuch, Bd. XVI, 1890.

Grunde und werden hier durch ein Gefäss ersetzt, das aus dem ventralen Umfange des dritte Arterienbogens entspringt.

Aus der Übereinstimmung in der Lage der bleibenden Subclavia der Vögel mit der der Schildkröten, Krokodile und Wale, bei welchen sie, wie bei den Vögeln, ventral vom N. vagus liegt, darf wohl geschlossen werden, dass dieselbe auch bei den letztgenannten Ordnungen durch die gleichen entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge zustande kommt und dass demnach bei allen Amnioten wie bei den Anamniern die Subclavia als dorsales Gefäss angelegt wird. Der sekundäre Zustand bildet sich nach der Darstellung Hochstetters dadurch aus, dass sich das aus dem dritten Arterienbogen hervorwachsende Gefäss an der Basis der Extremitätenanlage mit der primitiven Subclavia verbindet. Nur diese selbst, nicht aber ihre bereits angelegten Äste werden zurückgebildet, und so sind diese bei allen Vertebraten von gleichem Ursprung.

Übrigens darf die sekundäre Subclavia nicht als ein vollständig neu auftretendes Gefäss betrachtet werden. Nach der Angabe Mackays existiert bei Chamaeleo vulgaris ein Ast der aus dem Carotidenbogen entspringenden A. cervico-lingualis, welcher sich zu den Muskeln der Schulter begibt und daselbst mit Ästen der A. subclavia anastomosiert. Das Gefäss entspricht hinsichtlich seines Ursprunges und seiner Lage genau der A. subclavia der Krokodile (untersucht wurde ein Exemplar von Crokodilus niloticus), bei welchen aber die dorsale Subclavia fehlt.

Es mag hier übrigens angemerkt werden, dass auch bei vielen Plagiostomen eine Anastomose zwischen den Kiemengefässen und der Subclavia existiert. Sie wird von der ventralen Verlängerung der Venen des zweiten Kiemensackes hergestellt, deren Verlauf von Hyrtl[1]) bei Raja clavata ausführlich beschrieben und durch schöne Abbildungen erläutert wurde. Durch die Anastomose werden die Muskeln an der Kehle, die untere Wand der Kiemensäcke und die Herzwand mit Blut versorgt; ihre Weite ist an der Verbindungsstelle mit der Subclavia, welche vor dem Durchtritt dieses Gefässes durch den Kanal der Clavicula gelegen ist, nicht geringer als an ihrem cranialen Ur-

[1]) Das arterielle Gefäss-System der Rochen. Denkschriften der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der k. k. Akademie der Wissenschaften, Wien 1858.

sprung, so dass angenommen werden muss, dass sie sowohl durch die Subclavia wie durch die Kiemenvene mit Blut gefüllt wird. Im Gegensatz zu Raja clavata fehlt diese Anastomose bei Torpedo Narke. Dagegen kommt hier eine besonders interessante Verbindung zwischen Subclavia und Carotis externa vor, welche letztere durch Vermittlung der Carotis communis aus der oberen Kommissur des ersten Kiemensackes entspringt. — Bei zwei Rhinobatis-Arten (R. electricus und Horkelii) ist es die dritte Kiemenspalte, deren Vene eine ventrale Verlängerung erzeugt, aus welcher die A. coronaria entspringt und welche zuletzt mit der A. subclavia anastomosiert. — Ähnlich wie die Angaben von Hyrtl betreffend Raja clavata lauten diejenigen Pitzornos[1]) über die Verästlung der Subclavia und über deren Anastomose mit dem System der Hypobranchial-Arterien bei Squatina angelus, Mustelus vulgaris und Selache maxima. Ob wir darin Homologien mit den Verhältnissen bei den höheren Wirbeltieren erblicken dürfen, wie dies von Pitzorno angenommen wird, kann wohl nur die Entwicklungsgeschichte entscheiden.

Ich darf wohl gestehen, dass meine Kenntnis von der Literatur über die Entwicklung der Extremitätengefässe bis vor kurzem nicht über jene Arbeiten hinausreichte, welche ich bei der vorstehenden Skizzierung dieses Gegenstandes benützt habe. Ich war daher nicht wenig überrascht, als ich bei Durchsicht meiner Serien von Enten-Embryonen vom Anfang des fünften Tages nicht ein Gefäss, sondern mehrere Arterien fand, welche in die Extremitätenanlage eintreten, und welche überdies nicht Äste dorsaler Segmentalarterien waren, sondern direkt aus der Aorta entsprangen. Dieser merkwürdige Befund soll im folgenden näher gewürdigt werden. Zunächst aber will ich noch über die Arbeiten jener Autoren referieren, welche so glücklich waren, die segmentale Gefässversorgung der vorderen Extremitäten vor mir zu entdecken.

Unstreitig ist es das Verdienst Erik Müllers,[2]) als erster genaue Beobachtungen in dieser Hinsicht veröffentlicht zu

---

[1]) Ricerche di Morfologia Comparata sopra le Arterie Succlavie ed Ascellare. Selaci. Monitore Zoologico Italiano, A. XVI, 1905, Nr. 4.

[2]) Beiträge zur Morphologie des Gefäss-Systems. II. Die Armarterien der Säugetiere. Anatomische Hefte, 27. Bd., 1904.

haben. Zwar hatten schon vor ihm Macalister[1]) und Mackay[2]) die Vermutung ausgesprochen, dass die Extremitäten von mehreren Segmentalarterien aus mit Blut versorgt werden. Doch handelt es sich bei diesen Äusserungen lediglich um Hypothesen, zu deren Stütze keine Tatsachen angeführt werden. E. Müller dagegen schreibt: „Die Untersuchungen, die ich über die Entwicklung der Gefässe der vorderen Extremitäten bei Selachiern (Acanthias, Spinax) und Reptilien (Lacerta) angestellt habe, haben mir ganz unzweideutig gezeigt, dass die Gefässe eine so deutliche metamere Anlage wie die Nerven zeigen." Bei einem Embryo von Acanthias von 20 mm Länge konnte Müller „Äste von sicher drei oder vier (vielleicht mehreren) deutlichen Segmentalarterien" beobachten, welche sich zur Extremitätenanlage begaben. „Diese verlaufen von der Aorta durch oder in unmittelbarer Nähe von den Sympathicus-Ganglien-Anlagen in der Körperwand ventralwärts zwischen dem Coelomepithel und der Myotomverlängerung. Etwas nach vorn von dem Vorniengang sendet jede von den Arterien einen kräftigeren Ast ab, der unter dem betreffenden Segmentalnerven dorsalwärts verläuft und hier in feine Kapillaren im proximalen Teile der Extremität übergeht" (p. 84). — Diese Beschreibung befindet sich in guter Übereinstimmung mit der Angabe Molliers,[3]) dass bei Mustelus die Gefässe „ursprünglich segmental in der Seitenleiste angeordnet" seien. „Mit stärkerer Konzentration gehen sie basale quere Anastomosen ein. Nach Obliterierung des medialen Abschnittes derselben kommt es so zur Bildung von Längsstämmen, welche in gleichmässigen Interstizien lateralwärts Zweige abgeben, die immer mit den Nervenästen verlaufen" (p. 54).

Wie bei den Haien, fand Müller auch bei einem Embryo von Lacerta von 4 mm Länge drei segmentale Arterien. „Sie verlaufen in sehr regelmässiger Anordnung zwischen den segmentalen Nerven und kreuzen diese medialwärts kommend und lateralwärts verlaufend. Hier, lateral von den Myotom-

[1]) Morphology of the Arterial System in Man (Part. I). The journal of Anatomy and Physiology, Vol. XX, 1886.

[2]) The arterial system of vertebrates homologically considered. Memoirs and Memoranda in Anatomy, Vol. I, 1889.

[3]) Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichthyopterygium, Anat. Hefte 1893.

knospen, verbinden sie sich bogenförmig miteinander, und von diesen Bögen gehen feine Kapillaren aus und bilden durch die gesamte Mesenchymmasse ein zusammenhängendes Netzwerk von Kapillargefässen, die in segmental angeordnete Venen übergehen“ (p. 86).

Neben diesen direkten Beobachtungen erbrachte Müller[1]) auch für die Säugetiere den Beweis einer segmentalen Blutversorgung der Extremitäten und zwar dadurch, dass er eine Plexusbildung der A. axillaris bei menschlichen Embryonen entdeckte und durch vergleichende Untersuchung zahlreicher Säugetierarten eine analoge Plexusbildung aus den Verhältnissen bei den erwachsenen Tieren erschliessen konnte. Dieser Plexus axillaris bei menschlichen Embryonen von 9—11 mm Länge besteht in seinen Hauptzügen einerseits aus zwei Längsstämmen, von denen der eine medial, der andere lateral von der Wurzel der ventralen Nerven liegt, andererseits aus queren Anastomosen, welche Müller auf Grund ihrer Beziehungen zu den Nerven als Reste segmentaler Arterien auffasst; doch meint er, dass dieselben nicht die Fortsetzungen einer gleichen Anzahl von Subclavien seien, da er weder bei einem menschlichen Embryo von 5 mm, noch bei einem Renntier-Embryo von 8½ mm mehr als eine Subclavia gesehen hatte. Die Entstehung der Anastomosen darf vielmehr lediglich als eine „Verkürzung oder Fälschung der ontogenetischen Rekapitulation im Sinne Häckels“ gedeutet werden. Ich möchte hierzu gleich bemerken, dass ich mich dieser Ansicht nicht anschliessen kann, sondern überzeugt bin, dass auch bei den Säugetieren segmentale Subclavien vorhanden sind. Ob aber die queren Anastomosen nichts weiter als die Verlängerungen derselben darstellen, welche durch Verbindung untereinander die beiden Längsstämme gebildet haben, kann erst durch genaues Studium am Objekte selbst bewiesen werden. Mit Rücksicht auf die Lage der A. axillaris zu den Teilen des Plexus brachialis kommt Müller zum Ergebnis, dass es bei den Säugetieren vier Segmental-Arterien gibt, welche ursprünglich zur Blutversorgung der vorderen Extremitäten dienen. Von diesen ist es gewöhnlich die siebente, d. h. jene, welche zwischen siebentem und achtem Spinalnerv verläuft, die erhalten bleibt,

[1]) l. c. und Beiträge zur Morphologie des Gefäss-Systems. I. Die Armarterien des Menschen. Anat. Hefte 1903.

während die übrigen Teile des Plexus arteriosus veröden und verschwinden. Nur selten bildet die sechste oder neunte, ganz ausnahmsweise die achte Segmentalarterie die Anlage der bleibenden Arteria axillaris. Doch stammen bemerkenswerterweise die Subclavien der beiden Seiten nicht immer von einer gleichnamigen Segmentalarterie ab, wie auch bei ein und derselben Tierart nicht immer dieselben Segmentalarterien zum Hauptgefässe ausgeweitet werden. So konnte Müller beispielsweise bei einer Echidna aculeata die A. axillaris der rechten Seite als die sechste, die der linken als die siebente Segmentalarterie bestimmen. Von zwei untersuchten Exemplaren von Cebus capucinus entsprachen die beiden Axillararterien des einen Tieres der siebenten, die des anderen Tieres der neunten Segmentalarterie. — Ähnliche Beobachtungen wurden übrigens auch schon von Hochstetter[1]) mitgeteilt. Derselbe fand sowohl bei einem Hühnerembryo von 106 Stunden, wie bei einem grossen Exemplar von Chamaeleo vulgaris die beiden Subclavien nicht in demselben Segmente, sondern in aufeinander folgenden Segmenten entspringen.

Die Frage, ob auch die hinteren Extremitäten eine segmentale Versorgung durch direkte Äste der Aorta erhalten, lässt Müller unberührt; dagegen finde ich in einer erst unlängst erschienenen sorgfältigen Untersuchung von Grafe[2]) die Angabe, dass bei Hühnerembryonen der zweiten Hälfte des dritten Tages „mehr oder weniger voluminöse laterale Stämme von den Aorten ausgehen, welche hart an den Cardinalvenen vorbei, mit denen auch ab und zu Verbindungen vorhanden zu sein scheinen, nach der Peripherie hinziehen.“ Grafe bezeichnet diese Gefässe, welche „besonders stark in der Gegend der Gliedmassen entwickelt“ sind, als die primitiven Extremitätenarterien. Die Gefässe, welche aus ihnen hervorgehen, münden teils nach kurzem Verlaufe in die Kardinalvenen, teils in die Subintestinalvenen, mit denen sie gelegentlich auch in direkter Verbindung stehen. Obgleich eine Angabe fehlt, wie viele Extremitätenarterien jederseits angelegt werden, so geht doch aus der Darstellung hervor, dass es deren mehrere sind. Die erläuternde Abbildung (Textfig. 9) zeigt eine

---

[1]) l. c.

[2]) Beiträge zur Entwicklung der Urniere und ihrer Gefässe beim Hühnchen. Archiv f. mikroskop. Anatomie, 67. Bd., 1905.

primitive A. femoralis in derselben Lage, wie sich die A. subclavia findet.

Meine eigenen Nachforschungen über diesen Punkt sind recht unvollkommen. Da die Embryonen quer zur Längsachse in der Region der vorderen Extremitäten geschnitten wurden, sind die hinteren Extremitäten zumeist ungünstig getroffen, so dass sich die Präparate zum Studium ihrer Arterien wenig eignen. Nur bei einem Embryo (8, vergl. die folgende Tabelle) sind deutliche Segmentalarterien auch der hinteren Extremitäten zu sehen. Ich verschiebe aber die Beschreibung derselben, bis ich über mehr einschlägiges Material verfüge.

Man kann in Bezug auf die Entwicklung der Subclavia der Vögel vier Perioden unterscheiden. Die erste ist jene, in welcher mehrere segmentale Subclavien vorhanden sind. Da aber dieselben nicht gleichzeitig angelegt werden, so findet sich auch hier — und zwar im Beginne der Entwicklung — ein Stadium, in welchem nur eine Subclavia zur Extremitätenanlage zieht. Dieses Stadium darf selbstverständlich nicht mit der zweiten Periode verwechselt werden, die dadurch charakterisiert ist, dass sich sämtliche angelegte Subclavien bis auf eine zurückbilden, welche ihrerseits in nähere Beziehung zur benachbarten dorsalen Segmentalarterie tritt. Dieses Stadium wurde zuerst von Hochstetter beschrieben. In der dritten Periode erscheint die Anastomose, welche den dritten Arterienbogen mit der A. axillaris verbindet und später zur definitiven Subclavia wird. In dieser Periode funktionieren demnach primäre und sekundäre Subclavia nebeneinander. Am Ende derselben bildet sich die primäre Subclavia zurück, während sich die sekundäre Subclavia ausweitet, so dass die Extremität in der vierten Periode, welche den bleibenden Zustand darstellt, durch diese allein ihr Blut erhält.

Auf der folgenden Tabelle habe ich die Lage der Subclavien meiner Embryonen der ersten Periode zusammengestellt. Es handelt sich durchwegs um Enten. Die Embryonen waren in

[1]) Es wurden stets sämtliche Segmente von der Anlage des Gehörorganes an gezählt. Die vier vordersten, welche in die Anlage des Hinterhauptes eingehen, sind demnach in der obigen Numerierung inbegriffen.

Pikrinsäure-Sublimat gehärtet, in Cochenille-Alaun in toto gefärbt und in Celloidin eingebettet worden. Die Schnittdicke betrug fast stets $^{1}/_{100}$ mm.

Bezeichnung des Embryo	Zahl der Urwirbel	Alter	Nummer des Segments,[1] in welchem sich eine Subclavia vorfand	
			rechts	links
1	31	4 T. 3 St.	18	—
2	32—33	4 T. 1 St.	18	—
3	34	4 T. 1 St.	20	—
4	36	4 T. 3 St.	18, 19, 20	18, 19
5	37	4 T. 3 St.	16, 17, 18	18, 19, 20
6	ca. 40	4 T. 7 St.	vermutlich 18, 19, 20	18, 19, 20
7	42	4 T. 7 St.	18, 19, 20	18, 19, 20
8	51	6 T.	20, 21	20, 21

Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, könnte man die Embryonen dieser Periode abermals gruppieren und zwar in zwei Abteilungen: In die erste Abteilung gehören die Embryonen 1—3, in die zweite die Embryonen 4—8. Die Embryonen der ersten Abteilung besitzen nur eine Subclavia und zwar ist es ein Gefäss der rechten Seite, das zuerst auftritt. Hingegen repräsentieren die Embryonen der zweiten Abteilung das wichtige Stadium, in welchem mehrere Subclavien auf beiden Seiten vorhanden sind. Aber wenn man auch von dieser Einteilung absieht und beide Abteilungen zusammenfasst, ergibt sich dennoch, dass sich die erste Periode nur auf einen kurzen Zeitabschnitt erstreckt, denn der ganze Prozess des Auftretens und Wiederverschwindens der segmentalen Subclavien scheint sich, sofern man von Embryo 8 absehen darf, gewöhnlich in den ersten Stunden des fünften Bebrütungstages abzuspielen. Die geringste Urwirbelzahl, die ich bei einem Embryo mit beginnender Entwicklung der Subclavien feststellte, betrug 31. Beim nächst jüngeren Embryo meiner Sammlung mit 30 Urwirbeln war bestimmt noch keine Subclavia vorhanden.

Ehe ich das Aussehen und den Verlauf der Subclavien im speziellen schildere, will ich einige Angaben über den Entwicklungsgrad der Embryonen obiger Tabelle voranstellen. Die Embryonen 1—3 lassen sich gemeinsam besprechen. Für sie gilt folgendes: Die Riechgruben sind als flache Einsenkungen angelegt. Das Linsensäckchen ist noch in ganz kurzer Strecke mit dem Ectoderm verbunden; auch die Gehörbläschen kommunizieren noch mit der äusseren Oberfläche. Am Hinterhirn lassen sich fünf Neuromeren unterscheiden. Es sind vier Kiemenspalten zu erkennen. Die Lungenrinnen haben sich noch nicht vom Vorderdarm abgeschnürt. Der craniale Lebergang ist noch unverästelt, der hintere an seiner vorderen Spitze in mehrere kurze Äste geteilt. Die dorsale Pancreasanlage tritt eben als Wucherung der noch offenen Darmrinne auf. Der Wolffsche Gang hat die Cloake noch nicht erreicht.

Entsprechend der grösseren Urwirbelzahl der Embryonen 3—8 ist auch die Entwicklung ihrer Organe weiter vorgeschritten. Ich werde die Notizen, die ich mir darüber gemacht habe, vor Besprechung des Verhältnisses ihrer Subclavien einschalten.

Was die Extremitäten-Anlagen bei den Embryonen 1—3 betrifft, so sind dieselben bereits gut ausgeprägt. Sie erscheinen als Leisten der seitlichen Rumpfwand (Wolffsche Leisten), welche von verdichteten Mesodermzellen gebildet werden. Ihre vordere und hintere Grenze sind nicht genau zu bestimmen. Die erstere fällt ungefähr in das 16., die letztere in das 20. bis 21. Segment. Dieselben Grenzen der Extremitätenanlage hat auch Fischel[1]) für einen Entenembryo mit 34 Urwirbeln angegeben. Ihre grösste Dicke erreicht die Leiste im 19. Segment, von wo sie nach vorn und hinten gleichmässig und allmählich absinkt. Das Epithel über ihrer Mitte und dem äusseren Abhang fällt bei Embryo 1 mehr als bei 2 und 3 durch eine etwas dunklere Färbung auf. Es hängt dies damit zusammen, dass hier die Zellen dichter als auf der Innenfläche der Leiste beisammen liegen, so dass jene Intercellularräume fehlen, durch welche sich das Ectoderm der Vogelembryonen im Anfange der Entwicklung bekanntlich auszeichnet. Auch sind die Zellen protoplasmareicher als dort.

[1]) Die Entwicklung der ventralen Rumpf- und der Extremitätenmuskulatur der Vögel und Säugetiere. Morpholog. Jahrbuch, XXIII. Bd. 1895.

Ich komme nun zur Beprechung der Subclavien selbst; dieselbe muss für die einzelnen Embryonen getrennt erfolgen.

Die rechte Subclavia des Embryo 1 ist ein ausserordentlich dünnes Gefäss. Sie liegt am hinteren Ende des 18. Segmentes und entspringt direkt aus der Aorta (Textfig. 1). Auf der linken Seite ist das Gefäss noch nicht gebildet; doch besitzt die Aorta ventral von der Abgangsstelle der 18. Segmentalarterie eine laterale Vorbuchtung, welche vielleicht als die Anlage des Ursprungstrichters aufgefasst werden darf. Ähnliche Ausweitungen der Aorta sind an diesem Embryo sowohl rechts wie links auch an anderen Stellen zu sehen: so z. B. rechts 0,03 mm vor dem Abgang der zwischen 19. und 20. Segment gelegenen dorsalen Segmentalarterie, also an derselben Stelle, an der proximal eine Subclavia angelegt ist; ferner links in der gleichen Höhe, in der die 19. Segmentalarterie abgeht und rechts an der Grenze zwischen 17. und 18. Segment.

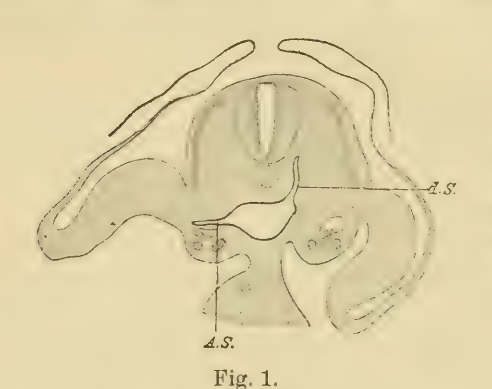


Fig. 1.
A. s. = Arteria subclavia, d. S. = dorsale Segmentalarterie. Vergr. 50.

Im Gegensatz zur Subclavia des Embryo 1 ist die auf Taf. XIII, Fig. 2 wiedergegebene Subclavia des Embryo 2 ein weites Rohr, dessen Verlauf leicht festzustellen ist. Gleichwie bei Embryo 1 zieht die Subclavia auch hier zunächst in horizontaler Richtung nach aussen; unmittelbar nachdem sie die dorsale Wand der Kardinalvene passiert hat, biegt sie auf eine kurze Strecke nach rückwärts ab und tritt hierauf — sich über die Spitze der Leibeshöhle hinüberschlagend — an die Basis der Extremität. Hier verbindet sie sich mit den venösen Gefässen der Leibeswand.

Diese letzteren verdienen unsere besondere Beachtung, weil sie schon vor den Arterien vorhanden sind. Sie liegen knapp über dem Peritonealepithel und bilden ein Netz weiter Röhren, dessen äussere Grenze von der V. umbilicalis, dessen innere

Grenze von der V. cardinalis posterior gebildet wird. Die queren Anastomosen zwischen diesen beiden Längsstämmen sind es, welche den wesentlichsten Bestandteil des Netzes bilden. Eine solche Anastomose ist es auch, in welche die Subclavia einmündet, und welche in Fig. 2 zur Darstellung gebracht wurde. Untersucht man die Extremitätenleiste bei einem etwas jüngeren Embryo mit 30 Urwirbeln, bei welchem noch keine Subclavia zur Anlage gekommen und die Wolffsche Leiste nur schwach ausgeprägt ist, so findet man die Venen noch sehr eng. Ich habe einen Querschnitt durch die Körperwand eines solchen Embryo in der Gegend des 18. Segmentes in Fig. 1, Taf XIII, abgebildet. Verfolgt man die Serie kopfwärts vom gezeichneten Schnitt, so findet man, dass die Venen immer weiter werden, schwanzwärts dagegen verschwinden sie bald vollständig: denn auch die Ausbildung der Längsstämme (V. umbilicalis und V. cardinalis posterior) schreitet von vorne nach rückwärts fort. Man darf wohl annehmen, dass das Blut in diesem Netze anfangs nur eine sehr geringe Bewegung besitzt. In dem Augenblick aber, in dem sich die Subclavia mit ihm verbindet, wird diese Bewegung zu einer lebhaften, da ja das Blut nunmehr direkt aus der Aorta in das Netz einströmt. Dadurch wird auch mit einem Male das Wachstum der Extremitätenleiste ein rascheres.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu den Embryonen unserer Tabelle zurück, so ist in bezug auf Embryo 3 zu bemerken, dass bei demselben ebensowenig wie bei Embryo 2 eine Andeutung des Abganges einer zweiten und dritten Subclavia nachweisbar war. Auch liess sich die Arterie nicht so weit in die Extremität hinein verfolgen, als dies bei Embryo 2 der Fall war. Die Subclavia besitzt hier einen ziemlich weiten Ursprungstrichter; sie verschmälert sich aber, noch ehe sie die Kardinalvene erreicht hat und ist weiterhin nicht mehr mit Sicherheit im Gewebe aufzufinden. Bei beiden letztgenannten Embryonen läuft das Gefäss, ebenso wie dies von Embryo 1 angegeben wurde, knapp cranial vor der zugehörigen dorsalen Segmentalarterie.

Der unmittelbare Ursprung der Subclavia aus der Aorta ist hier nicht zum ersten Male beschrieben. C. G. Sabin[1]) untersuchte im Vorjahre die Entwicklung der Subclavia des Hühnchens

[1]) The Origin of the Subclavian Artery in the Chick. Anat. Anzeiger, 26. Bd., 1905.

und schildert die Verhältnisse bei einem 80 Stunden alten Embryo folgendermassen: „The wing-artery is here formed by a lateral-dorsal derivative of the Aorta and is, in the early stages, entirely separate from the dorsal portion of the Segmental artery of this somite. The course taken by the primary Subclavian is first an upward and a lateral one, when, bending in a broad curve . . . . it sweeps downward into the wing. This broad angled turn in the course of the artery remains about the same throughout the existence of the primary Subclavian."

Was den hier beschriebenen Bogen anbelangt, den die Arterie in ihrem Verlaufe zurücklegt, so ist zu bemerken, dass derselbe in den frühesten Stadien nicht vorhanden ist. Erst wenn die Kardinalvenen eine grössere Mächtigkeit erlangen, müssen die Subclavien, um die Extremität zu erreichen, einen Bogen beschreiben. Dass diese Schlussfolgerung richtig ist, geht sowohl aus den Abbildungen von Sabin wie aus dem Vergleiche meiner jüngsten Embryonen mit denen aus dem zweiten Teil der ersten Periode hervor. Dass Sabin an seinem Material, das offenbar in einer ziemlich vollständigen Entwicklungsreihe des Hühnchens gerade aus der uns hier interessierenden Zeit bestand, die Segmentalarterien vollständig übersah, nimmt mich wunder. Ich bin überzeugt, dass sowohl er, wie Kollege Fischel an seinen Entenembryonen,[1]) die Richtigkeit meiner Darstellung ohne weiteres bestätigen können. Übrigens muss ich hervorheben, dass Fischel in seiner Figur 4 den Querschnitt eines Entenembryo mit 42 Urwirbeln abbildet, an welchem gerade die dorsalen Segmentalarterien getroffen sind, und an dem man auch jederseits die Abgangsstelle einer Subclavia sehen kann. Jene auf der linken Seite des Bildes liegt ein beträchtliches Stück ventral von der dorsalen Arterie, während die Subclavia der gegenüberliegenden Seite bereits näher an die Segmentalarterie herangerückt ist.

Ich wende mich nun zur Schilderung der Embryonen aus dem zweiten Teil der ersten Periode. Die Embryonen 4 und 5 sind einander nahezu vollkommen gleich. Es gelten daher die folgenden Angaben betreffs des Entwicklungsgrades einiger Organe für beide: Die Riechgruben haben sich gegen früher bedeutend vertieft. Die Gehörbläschen sind nur mehr durch einen

[1]) l. c.

kurzen soliden Faden mit dem Ectoderm verbunden. Auch der Zusammenhang zwischen Linse und Cornea wird nur mehr durch zwei oder drei Zellen vermittelt, andere Zellen mit deutlichen Zeichen von Degeneration liegen frei im engen Spalte zwischen den beiden Organen. Der Augenstiel ist noch hohl, das Pigment der Retina noch nicht gebildet. Von den vier Kiementaschen

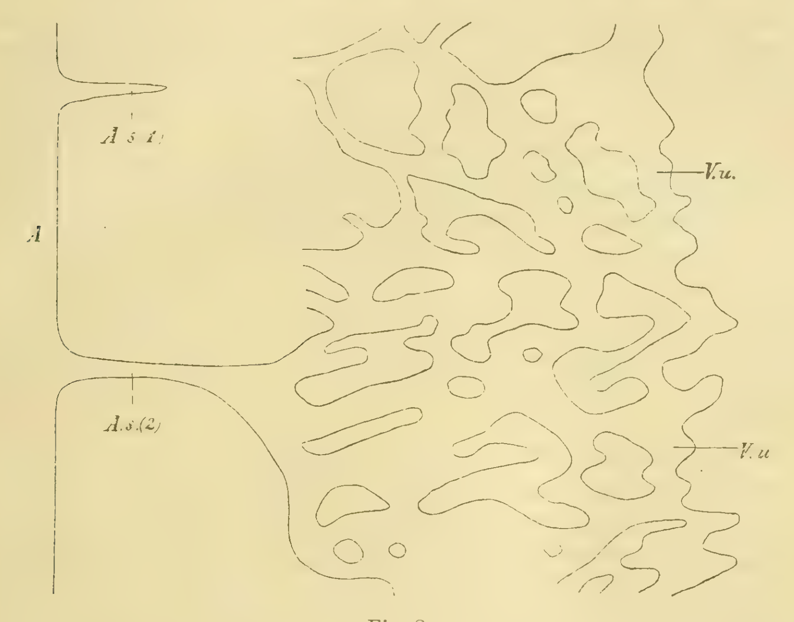


Fig. 2.
A. = Aorta, A. s. (1 und 2) = Arteria subclavia, V. u. = Vena umbilicalis. Vergr. 200.

ist die erste nahezu, die zweite vollends durchgebrochen, die dritte stark vertieft. Die Anlagen der Bronchien beginnen sich bereits vom Vorderdarm abzuschnüren. Der craniale Lebergang ist noch unverästelt. Von den Pankreasanlagen sind neben der dorsalen Anlage nun auch die ventralen sichtbar. Die Wolffschen Gänge endigen noch blind.

Was die Subclavien der beiden Embryonen anbelangt, so verweise ich zunächst auf Textfig. 2, welche das Verhalten dieser Gefässe auf der linken Seite von Embryo 4 zeigt. Es handelt sich um eine Rekonstruktion der Arterien und des in der Leibeswand gelegenen Gefässnetzes bei 200facher Vergrösserung, projiziert auf die Frontalebene. Die Leibeswand

stellt bei diesem Embryo in der bezeichneten Region eine stark gebogene Platte dar, deren am weitesten lateralwärts vorspringende Partie die Kuppe der Extremitätenanlage bildet. Wollte man die Gefässe direkt auf die Frontalebene projizieren, so würde man mit Rücksicht auf die Einrollung der Leibeswand, welche so stark ist, dass die Umbilicalvene genau ventral von der Kardinalvene gelegen ist, ein nur sehr schwierig zu deutendes Bild erhalten. Ich habe daher die Gefässe so eingetragen, als ob die Leibeswand flach auf dem Dotter liegen und mit der dorsoventralen Achse des Embryo einen Winkel von 90° bilden würde. Abgesehen von dieser willkürlichen Änderung vermag ich für die absolute Richtigkeit des Gefässnetzes selbst auch aus dem Grunde nicht einzustehen, da mir möglicherweise Gefässe, die ganz eng sind, entgingen. Immerhin glaube ich, dass man nach der abgebildeten Rekonstruktion eine deutliche Vorstellung des schon bei Gelegenheit der Beschreibung des Embryo 2 erwähnten Gefässnetzes erhalten wird. Überdies habe ich in Fig. 3, Taf. XIII einen Querschnitt der Extremitätenanlage mit jenem Netze abgebildet.

Diejenigen Kanäle, welche in Textfig. 2 nach links (medialwärts) offen erscheinen, sind Venen, welche sich nach kurzem Laufe in die V. cardinalis ergiessen, die selbst, um die Zeichnung nicht zu komplizieren, nicht eingetragen wurde. Die vordere Subclavia endet blind; ihre äussere Spitze befindet sich über der dorsalen Wand der V. cardinalis. Die hintere Subclavia teilt sich, noch ehe sie auf die seitliche Körperwand übergetreten ist, in einen grösseren Ast, welcher zwischen Kardinalvene und Leibeswand nach rückwärts zieht, und einen kleineren, der direkt in das Gefässnetz der Körperwand mündet. Der nach rückwärts ziehende Ast hat eine Länge von 0,13 mm und gibt mehrere weitere und engere Zweige ab, welche, im Bogen nach aussen verlaufend, sich gleichfalls mit jenem Gefässnetze verbinden. Die Lage dieses letzteren ist fast an allen Stellen die gleiche, indem es sich in einer Entfernung von ca. 0,02 mm vom Coelomepithel ausbreitet. Gegen die Extremitätenanlage zu zweigen mehrfach Röhrchen ab, welche schon nach kurzem Verlauf in der dichten Zellmasse zugespitzt enden.

Von den drei Subclavien der rechten Seite verhalten sich die erste und dritte analog der ausgebildeten linken Subclavia.

Sie spalten sich nämlich noch vor ihrem Durchtritte zwischen ventraler Urwirbelkante und Peritonealepithel in zwei Äste, von denen der dünnere Ast direkt auf die seitliche Leibeswand übertritt, während sich der stärkere zunächst caudalwärts wendet und ein bis drei Zweige an das Gefässnetz der Leibeswand abgibt, ehe er selbst in dasselbe einmündet. Die mittlere der drei Subclavien zeigt eine besondere Eigentümlichkeit, indem sie sich unmittelbar nach ihrem Ursprung teilt. Ich habe wieder eine Rekonstruktion derselben auf Millimeterpapier in der Projektion auf die Frontalebene vorgenommen. Sie ist in Textfig. 3 wiedergegeben. Von der oberen Spalthälfte zweigen in proximaler Richtung zwei Divertikel ab, von denen das eine nach kurzem, das andere nach längerem, cranial und medialwärts gerichtetem

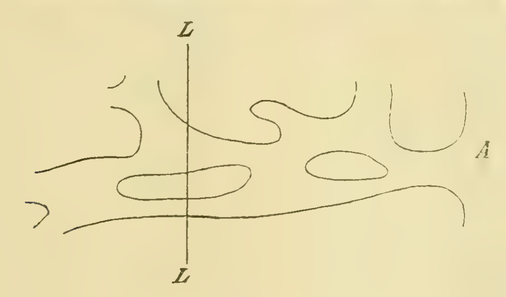


Fig. 3.
A. = Aorta, L—L = dorsale Kante der Leibeshöhle.
Vergr. 200.

Verlaufe endigt. Die Insel, welche die beiden Arme umfliessen wird von einer Intervertebralvene zum Durchtritt benützt, um von der Dorsalseite her in die Vene cardinalis posterior einzumünden. Die laterale Vereinigung der Spalthälften befindet sich an jener Stelle, an der bei den übrigen Subclavien das in caudaler Richtung abzweigende Gefäss zu finden ist. Von dem im vorliegenden Falle kurzen, weiten Längsstamme treten bloss zwei Gefässe, welche als die Fortsetzungen der beiden Subclavien-Hälften erscheinen, auf die seitliche Körperwand über.

Der zweite Entenembryo der gleichen Entwicklungsstufe (Embryo 5) zeigt nicht genau dieselben Verhältnisse, wie sie eben geschildert wurden. Ich finde hier nämlich jederseits drei Subclavien, rechts im 16. bis 18., links im 18. bis 20. Segment. Das Vorkommen einer Subclavia im 16. Segment konnte hier zum

ersten und einzigen Male konstatiert werden; doch ist diese Erscheinung nicht befremdend, da die craniale Spitze der Extremitätenanlage — wie bereits oben erwähnt wurde — im 16 Segment gelegen ist. Was das Epithel über der Extremitätenleiste anbelangt, so ist der Unterschied im Aussehen desselben zwischen dorsaler und ventraler Seite — wie er von jüngeren Embryonen geschildert wurde — auch hier sehr auffallend. Dorsal sind die Zellen schlank, die Interzellularräume weit, ventral liegen die Zellen dicht aneinander und sind protoplasmareicher: etwas unterhalb der Kuppe der Extremitätenleiste sind sie am höchsten und am dunkelsten gefärbt. Dadurch lässt sich bereits in diesem Stadium jene Zellgruppe unterscheiden, welche später als Ectodermkappe (Kölliker) über den Rand der Extremität vorwächst.



Fig. 4.
Embryo 5. A. s. = Arteria subclavia am hinteren Ende des 18. Segmentes. Vergr. 100.

Die Subclavien sind beim vorliegenden Embryo von sehr ungleicher Entwicklung. Was die rechte Seite anbelangt, so entspringt die Subclavia des 16. Segmentes mit einem weiten Trichter aus der Aorta, ist aber nicht bis an die Basis der Extremitätenanlage zu verfolgen. Dagegen sind die Arterien des 17. und 18. Segmentes gut ausgebildet. Links hinwieder ist die erste Subclavia die breiteste (Textfig. 4), während die zweite und dritte zwar bis in das Gefässnetz der Extremitätenbasis zu verfolgen sind, aber ein vollkommen lumenloses Anfangsstück besitzen. An den grösseren Subclavien sind dieselben Inselbildungen innerhalb des Rumpfes zu beobachten wie oben ein Fall bei Embryo 4 geschildert wurde. Textfig. 5 zeigt eine solche Insel in der Strombahn der Subclavia des 18. Segmentes rechts. Es wurden vier Querschnitte kombiniert. Wie man sieht, spaltet sich die Sub-

clavia etwa auf halbem Weg von ihrem Ursprung zur dorsalen Kante der Leibeshöhle in ein gerade fortlaufendes und ein etwas ventral ablenkendes Gefäss. Dieses letztere teilt sich, unter dem Peritonealepithel angekommen, abermals in zwei Äste, von denen der eine dorsal zieht, um wieder in das Hauptgefäss einzumünden, während der andere in der Sagittalebene nach rückwärts läuft und daher nicht eingezeichnet werden konnte. Auch er biegt schliesslich über die Dorsalkante der Leibeshöhle hinüber und in die Extremitätenanlage ein. Eine weitere Eigentümlichkeit dieser Subclavia besteht darin, dass ca. 0,015 mm hinter ihr aus der Aorta ein zweites Gefäss entspringt, das aber wesentlich kleiner als das vordere ist. Es ist also eine Spaltung des Rohres von seinem Ursprung an erfolgt, so dass die Subclavia als verdoppelt bezeichnet werden darf. Ich werde auf diese Erscheinung beim Embryo 7, bei welchem die beiden Spalthälften gleichweit sind und sich besser zur Rekonstruktion eignen, nochmals zurückkommen.

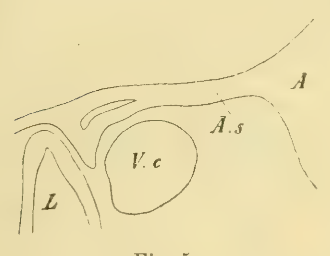


Fig. 5.

A. = Aorta, A. s. = Arteria subclavia, V. c. = Vena cardinalis posterior, L. = Leibeshöhle. Vergr. 200.

Der eben genannte Embryo 7 sowie Embryo 6 haben abermals ungefähr denselben Entwicklungsgrad erreicht. Da ich nur den ersteren in eine komplette Serie zerlegt habe, so gelten die folgenden Angaben für diesen allein.[1]) Die Gehörblasen und Linsensäckchen haben bereits jeden Zusammenhang mit der Epidermis verloren. Auch die Zellen zwischen Cornea und Linse sind verschwunden. Die Riechgruben bilden schon taschenförmige Vertiefungen. Es sind fünf Kiementaschen und fünf Arterienbogen vorhanden. Die paarigen Lungenanlagen sind bereits mit

[1]) Kopf und Hals von Embryo 6 wurden bei Gelegenheit einer embryologischen Übung geschnitten. Aus dem Entwicklungsgrad der Halsorgane erkannte ich, dass hier die erste Periode in der Entwicklung der Subclavia vorliegen müsse. In dieser Meinung wurde ich auch nicht getäuscht. Da aber die Schnitte durch die vordere Körperhälfte bereits an Studenten ausgeteilt waren, so kann ich über die Gesamtzahl der Urwirbel dieses Embryo sowie über die Lage der Subclavien nur Mutmassungen äussern.

ihren caudalen Spitzen vom Vorderdarm abgeschnürt und die Ligamenta mesolateralia mit dem Mesocardium posterius verwachsen. Der vordere Lebergang beginnt sich zu verästeln, der hintere besitzt mehr Zweige als bei den jüngeren Embryonen. Die ventralen Pancreasanlagen sowie die dorsale Anlage beginnen Sprossen zu treiben. Die Wolffschen Gänge sind schon mit dem Entoderm verbunden.

Wie aus der Tabelle (S. 348) hervorgeht, sind bei den Embryonen 6 und 7 jederseits drei Subclavien vorhanden. Vermutlich liegen sie beim erstgenannten Embryo in denselben Segmenten wie beim letzteren. Die Extremität ist gegen früher wesentlich in die Länge gewachsen (Textfig. 6). Die Epidermis über ihr ist hochzylindrisch und unterscheidet sich dadurch von der des übrigen Körpers, welche bereits abgeplattet ist. Doch ist der Unterschied in der Höhe der Zellen zwischen dorsaler und ventraler Seite der Extremität noch immer erkennbar. Die grösste Höhe erreichen die Zellen der Ventralseite nahe der Spitze der Extremität, wo sie eine am Querschnitt (Tafel XIII, Fig. 4) knopfförmig vorspringende Bildung, die Anlage der bereits erwähnten Ectodermkappe erzeugen. Doch sitzen die Zellen der letzteren in diesem Stadium noch alle direkt dem Bindegewebe auf und haben sich noch zu keiner ausschliesslich epithelialen Duplikatur zusammen gelegt. Aus dem angezogenen Querschnittsbilde kann man auch die Anordnung der Blutgefässe ersehen. Sie bilden darnach in dem zentralen Teile der Extremitätenleiste ein ziemlich enges Netz. Dieses ist mit Rücksicht auf die Lehre von einem primären achsialen Gefässe in der

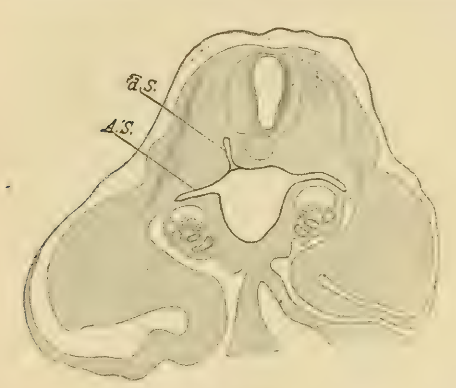


Fig. 6.
Embryo 7, Kombination von 3 Schnitten. Hinteres Ende des Segmentes. A. s. = Arteria subclavia, d. S. = dorsale Segmentalarterie. Die Linie am Ursprung der letzteren zeigt die Aortenwand an der Abgangsstelle der Subclavia, da die beiden Arterien nicht in der gleichen Transversalebene entspringen. Vergr. 50.

Extremität von grosser Wichtigkeit. Wie man sieht, liegt es inmitten eines lockeren Bindegewebes, während die Rinde der Extremitätenanlage von einem ausserordentlich dichten Gewebe gebildet wird. Ähnliche Verhältnisse sind auch schon in Fig. 2 und 3 zu erkennen. Nur erscheint hier, entsprechend der geringeren Entwicklung der Extremitätenanlage das lockere Bindegewebe als Begrenzung der Leibeshöhle, während das dichte Gewebe allein die Wolffsche Leiste bildet. Das Gefässnetz gehört in beiden Fällen dem lockeren Gewebe an. Zweifellos ist diese Anordnung der Blutgefässe in Gestalt eines gleichmässigen Netzwerkes diejenige, welche dem Gewebe im vorliegenden Falle die ausgiebigste Ernährung sichert. Wie bei den erwachsenen Tieren die Anordnung der Blutgefässe in innigster Beziehung zum Baue des zu versorgenden Organes und Gewebes steht, so muss das gleiche Moment auch die Gefässverteilung des Embryo beherrschen. Jede Phase der Entwicklung muss ihre spezielle Gefässanordnung besitzen, deren endgültige Umwandlung in die bleibenden Formen eine Folge der allmählichen Ausbildung der Organe des Embryo ist.

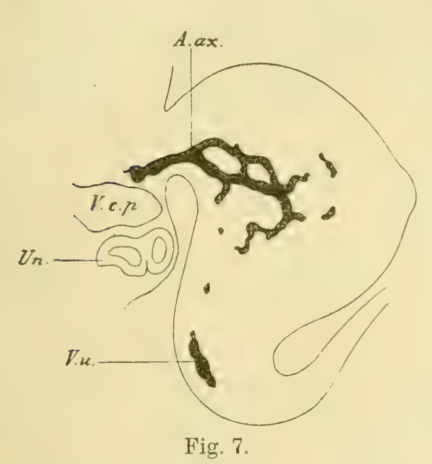


Fig. 7.
A. ax. = Arteria axillaris, V. c. p. = Vena cardinalis posterior, Un. = Urniere, V. u. = Vena umbilicalis. Vergr. 100.

Um eine noch klarere Vorstellung des Gefässnetzes in der Extremitätenanlage zu geben, teile ich in Fig. 7 ein Kombinationsbild aus vier Schnitten mit, welche die Eintrittsstelle der Subclavia des 19. Segmentes dieses Embryo betreffen. Man sieht, dass sich die eintretende Subclavia analog jener, welche in Textfig. 4 dargestellt ist, in zwei Gefässe spaltet. Das eine Gefäss entspricht hinsichtlich seiner Lage der in Fig. 2 und 3, Taf. XIII dargestellten Subclavia, indem es annähernd parallel mit der Leibeswand nach aussen zieht. Das zweite setzt sich in der Richtung des Blutstromes der Subclavia in die Extremität hinein

fort; dieselbe Richtung schlägt aber auch der Hauptast des ersten Gefässes ein, während nur ein dünnerer Ast an der Basis der Extremität verbleibt. Die beiden nach der Spitze der Extremität gerichteten Arterien verbinden sich zunächst durch eine Anastomose und münden hierauf zusammen, um dadurch abermals ein grösseres Rohr zu bilden, welches Zweige einerseits nach der Spitze der Anlage, andererseits nach unten zu den Venen der Leibeswand abgibt. Ein ähnliches Verhalten zeigt auch die erste und dritte Suclavia, von denen ich ebenfalls Rekonstruktionen angefertigt habe. Die Netze, in welche sich die drei metameren Subclavien auflösen, stehen untereinander durch Anastomosen in Verbindung, von denen ich es dahingestellt lassen muss, ob dieselben als Arterien oder Venen aufzufassen sind. Jedenfalls

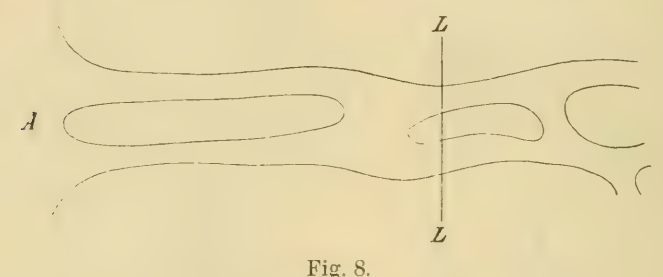


Fig. 8.
A = Aorta, L—L = dorsale Kante der Leibeshöhle.
Vergr. 200.

setzen sie sich an zahlreichen Stellen in Venen fort, welche teils direkt in die hintere Kardinalvene, teils in ihre grossen segmentalen Zuflüsse einmünden, die von der Dorsalseite des Körpers herkommen. Die bereits erwähnte Fig. 4, Taf. XIII ist einer Stelle entnommen, welche zwischen erster und zweiter Subclavia gelegen ist. Man erkennt auf derselben die Einmündung zweier Gefässe in eine an der Extremitätenbasis verlaufenden Vene und sieht eine Fortsetzung der V. cardinalis posterior nach aussen, welche sich am folgenden Schnitte mit jener Vene verbindet.

Ehe ich die Embryonen 6 und 7 verlasse, habe ich des bereits erwähnten Vorkommens der Längsspaltung einer Subclavia zu gedenken, das bei Embryo 7 beiderseits im 20. Segment zu beobachten ist. Die Verhältnisse der linken Seite zeigt Textfig. 8. Hier entspringen aus der Aorta unmittelbar hintereinander zwei

Gefässe, die zunächst noch im Bereiche des Rumpfes eine Anastomose eingehen, hierauf aber getrennt weiter verlaufen, bis sie sich an der Basis der Extremität neuerdings vereinigen. Die letztere Verbindung muss samt ihren beiden Zuflüssen als Teil des Gefässnetzes der Extremität betrachtet werden. Ich glaube, dass diese Verdoppelung der Subclavia in der Weise erklärt werden darf, dass die Wand des Gefässes an einer Stelle oder an zwei gegenüberliegenden Stellen einsinkt, bis sie die gegenüberliegende Wand berührt, dann kommt es zu einer Verschmelzung, welche aber nicht den vollen Abschluss des Gefässes, sondern nur eine Teilung der Strombahn bedingt, da ja die anderen Partien des Rohrumfanges ihre Lage beibehalten. Eine andere Ursache dieser Verdoppelung scheint mir nicht wahrscheinlich. Man muss zwar die Möglichkeit in Betracht ziehen, dass hier Subclavien verschiedener Segmente vorliegen, welche durch Verschiebung entlang der Aorta schliesslich in unmittelbare Nachbarschaft geraten. Dagegen aber spricht die ganz bestimmte Lage der Extremitätengefässe am hintersten Ende eines Körpersegmentes. Diese Lage nehmen auch die Gefässe im Falle ihrer Verdoppelung ein. Wollte man annehmen, dass eines dieser Gefässe dahin gewandert sei, so müsste man es auch einmal auf dieser Wanderung, etwa in der Mitte eines Segmentes, antreffen. Dies ist aber nie der Fall. Eine andere Möglichkeit: die von Haus aus selbständige Anlage zweier Subclavien im gleichen Segment scheint mir auch nicht wahrscheinlich, denn die segmentalen Subclavien sind jedenfalls sehr ursprüngliche Gefässe, die zwar sekundär die mannigfachsten Veränderungen, Weiter- und Rückbildungen erfahren können, in ihrem ersten Auftreten aber inneren Gesetzen der Vererbung folgen und daher in diesem Stadium der Variabilität kaum in hohem Grade unterworfen sind.

Wird die Wahrscheinlichkeit des beschriebenen Vorganges für einen Fall der Gefässbildung zugegeben, so darf man wohl auch einen Schritt weiter tun und die Inselbildungen (Textfig. 3 und 5) durch den gleichen Prozess erklären. Ich will daneben die Entstehung von Gefässinseln durch Bildung zweier Sprossen eines Stammgefässes, die sich miteinander vereinigen und so eine geschlossene Masche erzeugen, nicht in Abrede stellen, muss aber gestehen, dass mir für manche Gefässformationen die oben vorgetragene Entstehungsart wahrscheinlicher dünkt.

Der letzte Embryo der obigen Tabelle, der durch den Besitz zweier Subclavien jederseits ausgezeichnet war, entsprach seinem Alter weder hinsichtlich seiner Grösse noch des Entwicklungszustandes seiner Organe. Doch war er noch am Leben, als er konserviert wurde, und mit Ausnahme dessen, dass hier die hinterste Subclavia auf die Grenze zwischen 21. und 22. Segment fällt, was bisher noch nicht notiert werden konnte, wies er durchaus normale Verhältnisse auf. Übrigens darf auch der Ursprung einer Subclavia im 21. Segment nicht wundernehmen, da früher von jüngeren Embryonen angegeben wurde, dass sich die Wolffsche Leiste bis dahin erstrecke, und auch im vorliegenden Falle der Querschnitt des Extremitätenstummels im 21. Segment noch eine ansehnliche Grösse besitzt. Die Extremitäten sind wesentlich länger als bei den Embryonen 6 und 7, übertreffen aber nicht die eines nur 4 Tage 8 Stunden alten Embryo, welcher links zwei, rechts aber nur mehr eine Subclavia besitzt und daher unter jene Embryonen eingereiht wurde, welche den Übergang der ersten in die zweite Periode der Entwicklung der Subclavia darbieten.

Die Subclavia am Ende des 20. Segmentes zieht bei Embryo 8 rein transversal, die des 21. Segmentes proximalwärts und betritt die Extremität erst im Bereich des 20. Segmentes. So kommt es zu einer Konzentrierung in der Anordnung der zuführenden Arterien. Ausserdem aber zeigt die hintere Subclavia noch vor ihrem Übertritt in die Extremität eine Spaltung in zwei Gefässe, so dass drei Axillararterien knapp hintereinander in die Extremität eintreten. Zwei davon sieht man in Textfig. 9. Es handelt sich hier um die beiden Äste der Subclavia des 21. Segmentes, welche sich in je eine Arteria axillaris und brachialis fortsetzen. Ebenso wie diese senkt sich auch die Arteria brachialis, welche die Fortsetzung der Subclavia des 20. Segmentes bildet, in das Gefässnetz im distalen Teile der Extremität ein. Am Übergang der beiden hinteren Axillararterien in die Arteriae brachiales ist eine Anastomose der beiden Längsstämme vorhanden. Eine Anastomose zwischen ihnen und der vorderen Subclavia konnte ich nicht auffinden. Dagegen ist eine solche links zwischen der dort nur einfachen hinteren und der vorderen Subclavia leicht festzustellen. Diese Verbindung liegt unmittelbar distal vor der Spitze des in die Ex-

tremität einwachsenden Nervenplexus, also an derselben Stelle, an der sie auch rechts zwischen den beiden Ästen der Subclavia gelegen ist.

Wie sich aus dieser Schilderung ergibt, hat die Gefässanordnung in der Extremitätenanlage gegenüber dem Embryo 7 eine wesentliche Änderung erfahren. Diese darf wohl als Folge

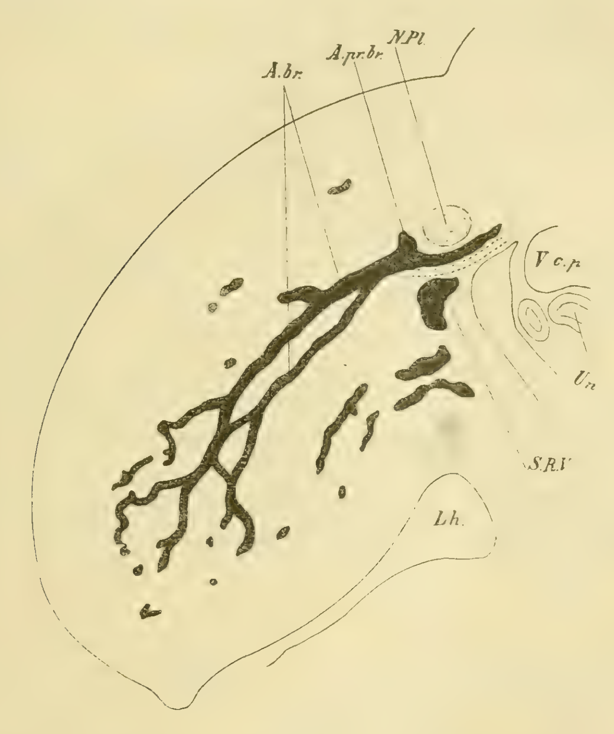


Fig. 9.
Kombination mehrerer Schnitte. A. br. = die beiden Arteriae brachiales, A. pr. br. = Arteria profunda brochii, S. R. V. = Seitenrumpfvene, V. c. p. = Vena cardinalis posterior, Un. = Urniere, Lh. = Leibeshöhle, N. Pl. = Nervenplexus. Die eine Axillaris ist nur punktiert dargestellt.
Vergr. 100.

der fortgeschrittenen Entwicklung der Extremität aufgefasst werden. Denn während beim ersteren Embryo die Arteriae brachiales nicht weiter als die anderen Gefässe des Extremitätenstummels sind, treten sie in vorliegendem Falle deutlich als achsiale Hauptgefässe der Extremität hervor. Wie sich aus dem

Vergleiche dieses Embryo mit älteren Stadien, bei welchen die Knochen des Vorderarmes — wenn auch nur als Knorpel — angelegt sind, ergibt, entspricht das Gefäss, welches ich in Textfig. 9 als Arteria brachialis bezeichne, der primitiven Armarterie, wie sie von Hochstetter, Zuckerkandl und anderen in den embryonalen Extremitäten nachgewiesen wurde. Sie ist nicht nur die Hauptarterie des Oberarmes, sondern auch die des embryonalen Vorderarmes. Das Netz, in welches sich die achsialen Arterien an der Spitze der Extremität auflösen, liegt in der Gegend der künftigen Handwurzel. Man vermag hier demnach schon Regionen des Flügels zu unterscheiden, während dies bei anderen Embryonen mit mehreren Subclavien nicht möglich ist. Dagegen lässt sich diese Unterscheidung bereits fast durchgehends bei Embryonen treffen, welche nurmehr eine Subclavia besitzen. Von diesem Verhalten beobachtete ich bloss eine Ausnahme, indem bei einem Embryo — ich komme später noch ausführlicher auf denselben zu sprechen — zwar beiderseits nur eine einzige Subclavia vorhanden war, dagegen die Extremität noch keine solche Längenentwicklung erreicht hatte, dass eine einzige Arterie als Hauptarterie ausgebildet gewesen wäre. Dieser Embryo steht demnach im Gegensatz zum vorliegenden Embryo 8, welcher trotz der stärkeren Ausbildung seiner Extremität noch zur ersten Periode in der Entwicklung der Subclavia gezählt werden muss.

Die zweite Periode ist, wie schon bemerkt, dadurch charakterisiert, dass während derselben bloss ein Gefäss diesen Namen verdient, welches gemeinsam mit einer dorsalen Segmentalarterie aus der Aorta entspringt. Am Ende dieser Periode kommt die Anastomose zwischen drittem Arterienbogen und Axillaris zur Entwicklung, wodurch die zweite Periode von der dritten abgelöst wird. Mein Material an Entenembryonen dieser Periode ist ziemlich reich, doch will ich nur über wenige berichten, welche besonders klare und interessante Verhältnisse darboten. Das Alter dieser Embryonen beträgt von 4 Tage 8 Stunden bis 6 Tage. Zunächst soll das Verhalten der primären Subclavia und hierauf die Entwicklung der Anastomose, welche mir viel Schwierigkeiten bereitete, besprochen werden.

Ein Embryo von 4 Tagen 8 Stunden ($6^1/_2$ mm N.-St.-L., 46—47 Urwirbel) besitzt Extremitäten etwa von der Grösse des bereits geschilderten Embryo 8; ihre Länge beträgt 0,63 mm. Das äussere Keimblatt über ihnen ist wie bei den Embryonen 7 und 8 hochzylindrisch. An der Spitze der Extremität bildet es eine Duplikatur, die Ectodermkappe, welche eine grössere dorsale von einer kleineren ventralen Fläche scheidet. Die Extremität besteht aus dichtgelagerten Mesodermzellen, zwischen denen bloss Gefässe, aber noch keine Nerven zu unterscheiden sind. Diese letzteren scheinen an der Basis der Extremität zu endigen. Verfolgt man die Serie vom Kopf an nach rückwärts, so findet man die vorderste Spitze der Mesodermverdichtung in der Gegend des 15. Segmentes. Hier läuft die Extremitätenanlage als eine kaum merkliche Vorwölbung der seitlichen Leibeswand flach aus. Das hintere Ende der Anlage fällt ungefähr mit dem Ende des 21. Ursegmentes zusammen. Die grösste Länge ist an Querschnitten des 19. Segmentes zu sehen.[1])

[1]) Dieser Embryo zeigt eine Anomalie, die darin besteht, dass hier das vorderste Spinalganglion dem achten und nicht, wie dies sonst der Fall ist, dem siebenten Myotom gegenüberliegt. Man kann dies auf zweierlei Weise erklären: entweder ist das erste Spinalganglion ausgefallen oder ein Myotom hinzugekommen. Im ersteren Falle würde demnach bei diesem Embryo der dritte Halsnerv dieselbe Eigentümlichkeit darbieten, durch welche sich erster und zweiter Halsnerv auszeichnen, welche bekanntlich bei den Vögeln aus vorderen Wurzeln allein bestehen. Für die zweite Möglichkeit spricht der Umstand, dass das erste Myotom dieses Embryo schwächer entwickelt ist, als dies sonst der Fall zu sein pflegt. Nun wissen wir seit den genauen Untersuchungen Frorieps (Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtung an Hühnerembryonen. Arch. f. Anatomie und Physiologie, anat. Abteilung, 1883), dass die ersten vier Urwirbel bei den Vögeln in der Bildung des Hinterhauptes aufgehen. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass sich der Schädel der Vögel, wie auch der anderen Wirbeltiere, rücksichtlich seiner Phylogenese aus einer grösseren Zahl von Urwirbeln zusammensetzt, als ontogenetisch nachweisbar ist. Daher könnte es nicht wundernehmen, dass vor der Reihe der regelmässig auftretenden Myotome gelegentlich noch eines sichtbar wird, dessen Differenzierung normaler Weise unterdrückt ist. Ohne mich für eine der beiden Ursachen entscheiden zu wollen, habe ich bei der Numerierung der Segmente dieses Embryo die letztere Möglichkeit in Rechnung gezogen und das erste Myotom als überzählig ausser Betracht gelassen. Es ist also das als 19. Segment bezeichnete eigentlich das 20., entspricht aber vielleicht dem 19. eines Embryo mit der Normalzahl von vier cranialen Somiten.

Dieser Embryo besitzt rechts eine, links zwei Subclavien. Die rechte Subclavia, deren Kaliber der Summe der Lichtungen der beiden Gefässe der linken Seite gleichkommt, entspringt hier bereits gemeinsam mit einer dorsalen Segmentalarterie (Textfig. 10) und zwar mit jener, welche an der Grenze vom 19. und 20. Ursegment die Aorta verlässt. Da auch bei jüngeren Embryonen die Abgangsstellen der beiden Gefässe stets dicht beisammen liegen, so bedarf es keiner wesentlichen Verschiebung, um ihre Ursprungstrichter zur vollen Vereinigung zu bringen.

Ich halte diese Verschiebung für die Folge innerer Spannungszustände der Gefässwand. Keinesfalls glaube ich, dass man die Änderung in der Lage der Subclavia etwa in der Weise erklären darf, dass sich die Wand des Ursprungstrichters an der einen Stelle neu-, an der anderen zurückbildet, wenngleich der in der Literatur gebräuchliche Ausdruck des „Wanderns“ der Gefässe auf dieser Vorstellung zu beruhen scheint. Es kommt meiner Meinung nach zu einer Kontraktion im Bereiche des dorsalen Umfanges der Aorta, durch welche jener Bezirk ihrer Wand, von dessen seitlichstem Ende die Subclavia und von dessen dorsalstem Teile die dorsale Segmentalarterie entspringt, verkleinert wird. Dadurch werden die Abgänge der beiden Gefässe in eine gemeinsame transversale und frontale Ebene zusammengerückt. Als Ursache dieser Kontraktion dürfte die beginnende Entwicklung der akzessorischen Aortenwand zu betrachten sein. Bisher war die Wand sämtlicher Blutgefässe von einem einfachen Endothel gebildet. Beim vorliegenden Embryo aber findet man um die Aorta zwei bis drei, um ihre unmittelbaren Äste ein bis zwei Reihen spindeliger Zellen mit stark färbbarem Protoplasma, die dem Endothel auf das dichteste angeschmiegt liegen. Vielleicht handelt es sich hier um die ersten Anfänge der

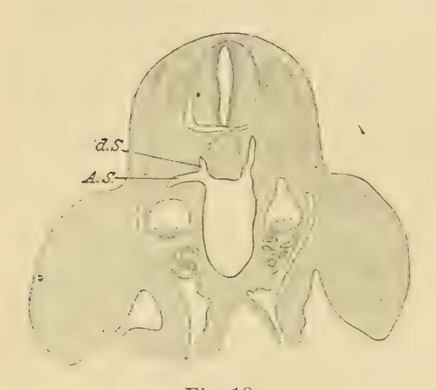


Fig. 10.
Embryo von 4 Tagen 8 Stunden.
A. s. = Arteria subclavia, d. S. = dorsale Segmentalarterie. Vergr. 30.

glatten Muskulatur. Dass mit der Verdickung der Gefässwand auch der Tonus derselben eine Änderung erfährt, geht unter anderem daraus hervor, dass die Arterien von Embryonen eines gewissen Alters enger sind als die gleichen Gefässe jüngerer Stadien. Der Vereinigung der Abgänge von Subclavia und dorsaler Segmentalarterie folgt alsbald durch Verlängerung des gemeinsamen Trichters die Bildung eines gemeinsamen Ursprungsstammes. Später kommt es, wie zuerst von Hochstetter beschrieben wurde, zur Vereinigung der beiden so gebildeten Trunci in der Mittellinie (Textfig. 11). Man kann diesen Vorgang als Abschnürung der Äste vom Hauptrohre bezeichnen. Er dürfte auf denselben Ursachen beruhen wie die erste Annäherung



Fig. 11.
Embryo von 6 Tagen 8 Stunden. A. s. = Arteria subclavia, d. S. = dorsale Segmentalarterie. Vergr. 20.

der Subclavia an die dorsale Segmentalarterie. Wie ich mir seinen Ablauf denke, zeigt die umstehende Fig. 12. Die ausgezogene Linie 1 stellt den Kontur der Aorta mit den einmündenden Gefässen etwa im Stadium des Embryo 7 der ersten Periode dar. Die gestrichelte Linie 2 zeigt diesen Kontur im Stadium des Embryo von 4 Tagen 8 Stunden, die punktierte Linie im Stadium eines abermals älteren Embryos. Um die Zeichnung nicht allzu schematisch zu gestalten, wurde der Höhen- und Breitendurchmesser der Aorta verschiedener Embryonen gemessen und daraus das Mittel genommen. Doch fehlt zur vollkommenen Richtigkeit des Bildes die Darstellung der fortschreitenden Verengerung der aus der Aorta entspringenden Gefässe sowie des fortschreitenden Längenwachstumes der neu-

gebildeten gemeinsamen Ursprungsstämme, auf welche mit Rücksicht auf die Deutlichkeit der Zeichnung verzichtet werden musste.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit auf eine, meines Wissens noch nicht beschriebene Form der Verbindung der beiden dorsalen Segmentalarterien aufmerksam machen. Man findet nämlich jene Arterien in der Halsregion bei Embryonen vom Ende des fünften Tages und vom sechsten Tag häufig getrennt aus der Aorta entspringend, aber durch eine Anastomose miteinander knapp hinter ihrem Ursprung wieder in Verbindung gesetzt. Dieses Verhalten ist in Textfig. 13 zur Ansicht gebracht. Im unmittelbar vorhergehenden Stadium entspringen die Arterien gemeinsam aus einem in der Mittellinie gelegenen und sagittal ge-

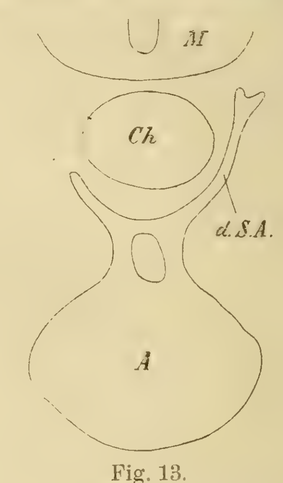


Fig. 13.
Ursprung der beiden dorsalen Segmentalarterien (d. S. A.) aus der Aorta (A.) an der Grenze zwischen 8. und 9. Segment bei einem Embryo von 4 Tagen 23 Stunden. Ch. = Chorda, M. = Medullarrohr. Vergr. 100.

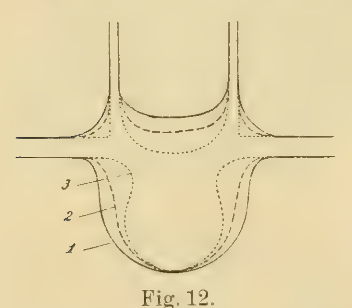


Fig. 12.
Schema der Abschnürung der dorsalen Segmentalarterien und der Subclavien von der Aorta.

stellten kurzen und weiten Stamm. Die Umbildung desselben in die gezeichnete Gefässanordnung scheint mir am einfachsten durch eine Einfaltung seiner Wand ermöglicht zu werden, wie ich diesen Vorgang zur Erklärung der Spaltung der Subclavia herangezogen habe. Später kommt es zu einer Verkürzung der Anastomose, welche zur Folge hat, dass die von Bindegewebe ausgefüllte Lücke zwischen den Ursprüngen der beiden Arterien, die im vorliegenden Falle elliptisch ist, am Querschnitt die Gestalt eines Dreieckes mit dorsal gekehrter Spitze enthält. Dieses Stadium dürfte den Übergang zur Wiedervereinigung der

beiden Arterien bilden. Denn nach meinen Erfahrungen ist ein einziger kurzer und enger Stamm bei älteren Embryonen als gemeinsamer Ursprung der beiden Dorsalarterien ausnahmslos vorhanden. Auch scheint mir die Bildung einer Anastomose nicht ein notwendiges Durchgangsstadium beim Übergange des weiten in den engen Truncus darzustellen. Es dürfte neben der vermuteten Einfaltung und dadurch bedingten Verdoppelung des Rohres auch eine allmähliche Verengerung ohne Einfaltung vorkommen.

Ich kehre nach dieser Abschweifung zum Embryo von 4 Tagen 8 Stunden zurück. Was seine rechte Subclavia betrifft, so lässt sich leicht feststellen, dass sich das Gefäss noch innerhalb des Rumpfes unmittelbar über der dorsalen Kante der Leibeshöhle in zwei Arterien spaltet, welche beide in die Extremität eintreten, wo sie eine achsiale Lage einnehmen. Das eine Gefäss liegt fast in derselben Transversalebene wie die Subclavia, das andere etwas grössere (Fig. 6, Taf. XIV) zieht eine geringe Strecke nach rückwärts, bevor es in die Extremität übergeht. Dieses Verhalten lässt sich verstehen, wenn man sich an die Verhältnisse bei jüngeren Embryonen erinnert, welche eine analoge, nur noch öftere Teilung der Subclavia vor ihrem Übergang zur seitlichen Leibeswand zeigen. Beide Gefässe geben in ihrem Verlauf durch die Extremität an mehreren Stellen Äste ab. Unter diesen erscheint mir ein Ast, welcher von der vorderen der beiden Arterien noch in der Schulterregion medialwärts abzweigt und sich mit den Venen der seitlichen Leibeswand zu verbinden scheint, von Bedeutung, weil darin vielleicht jene Arterie erblickt werden darf, welche in einem viel früheren Stadium als Ast der Subclavia direkt ins Venennetz der Leibeswand übergeht. An der hinteren Brachialis, welche in Fig. 6 abgebildet ist, kann man bereits eine Verdickung der Wand ihres proximalen Abschnittes erkennen. Die medial von ihr gelegene Vene ist die Seitenrumpfvene von Hochstetter, welche schon in früheren Stadien angelegt, jetzt aber erst zu grösserer Selbstständigkeit gelangt ist. Sie differenziert sich als Längsstamm aus dem Gefässnetz der Körperwand. Wie an jüngeren Embryonen, ist auch hier ein deutlicher Unterschied zwischen dem lockeren zentralen und dichteren peripheren Gewebe der Extremität vorhanden. Die achsialen Gefässe verlaufen der medialen Seite etwas mehr genähert als der lateralen.

Von den beiden Subclavien der linken Seite entspringt die erste am hinteren Ende des 18., die zweite am hinteren Ende des 20. Segmentes. Die eine durchsetzt den Rumpf in der Richtung von vorne nach hinten und tritt 0,12 mm hinter ihrem Ursprung aus der Aorta in die Extremität ein. Die andere, welche etwas grösser als die vordere ist, verläuft nach vorn und erreicht die Extremität 0,21 mm vor ihrem Abgang aus der Aorta. Es findet also wie bei Embryo 8 der ersten Periode eine Konzentrierung der Arterien statt, indem ihre Eintrittsstellen in die Extremität einander genähert werden. Beide Eintrittsstellen liegen im Bereiche des 19. Segmentes. Doch besteht keine Anastomose zwischen den Subclavien innerhalb des Rumpfes; auch setzt sich jede selbständig in ein grösseres achsiales Gefäss und von demselben abzweigende kleinere Arterien, die dorsalwärts ziehen, fort. Beide Subclavien dieser Seite entspringen noch direkt aus der Aorta, die vordere auffallend tief, etwa an der Grenze von oberstem und zweitem Viertel ihres Umfanges.

Ein etwas älterer Embryo von 4 Tagen 17 Stunden (Sch.-St.-L. 6 mm) besitzt jederseits nurmehr eine einzige Subclavia, welche mit der 20. Segmentalarterie verbunden ist. Dieser Embryo ist jener, den ich bereits im vorigen Kapitel erwähnt habe; er illustriert die Tatsache, dass die Subclavien bereits bis auf eine zurückgebildet sein können, obgleich in den Extremitäten noch kein achsiales Gefäss differenziert ist. Immerhin sind noch Reste der segmentalen Subclavien nachweisbar, sowie sich andererseits die unmittelbaren Äste der Subclavia durch bedeutendere Grösse auszeichnen. So stellt dieser Embryo ein interessantes Zwischenglied zwischen den Embryonen 6 und 7 einerseits und den Embryonen 8 und dem früher geschilderten von 4 Tagen 8 Stunden andererseits dar und verdient eine eingehende Beschreibung. — Was zunächst seine Subclavia betrifft, so erscheint — wie gesagt — beiderseits diejenige, welche dem Gefässnetze der Extremitätenanlage das Blut zuführt mit der 20. Segmentalarterie verbunden. Links ist von der Subclavia, welche am hinteren Ende des 18. Segmentes gelegen war, nurmehr der weite Ursprungstrichter vorhanden; von der Subclavia des 19. Segmentes dagegen ist noch ein grösseres Stück zu sehen, das bis an die Basis der Extremität reicht, dort aber endigt. Die Wand dieses letzteren Gefässes ist an mehreren

Stellen nach innen zu leicht eingebogen, so dass das Lumen eine ungleiche Weite besitzt. Im übrigen aber kann man keinerlei Erscheinungen von Degeneration des Endothels, vor allem keine Chromatolyse der Kerne der Zellen wahrnehmen. Rechts ist im 18. Segment keine Andeutung einer Subclavia mehr zu erkennen; im 19. Segment aber ist ähnlich wie links noch ein Rest des Gefässes vorhanden, nur ist derselbe kürzer als dort. Es dürfte demnach die Rückbildung der Subclavia von der Peripherie gegen das Zentrum zu erfolgen, indem sie sich zuerst vom Gefässnetz

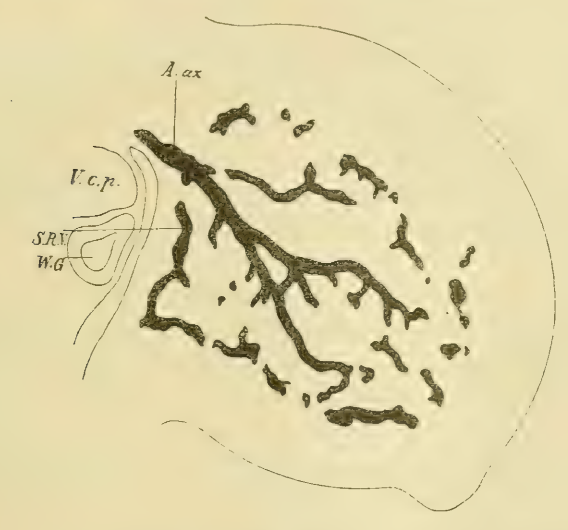


Fig. 14.
A. ax. = Arteria axillaris, V. c. p. = Vena cardinalis posterior, S. R. V. = Seitenrumpfvene, W. G. = Wolffscher Gang. Vergr. 100.

der Extremitätenbasis ablöst und hierauf nach dem Zentrum zu obliteriert. — So wie die vorderen Subclavien, scheinen auch die zugehörigen A. brachiales spurlos zu verschwinden. Ob dies aber ausnahmslos der Fall ist, und nicht gelegentlich einmal eine zweite Brachialis als Varietät erhalten bleibt, vermag ich mangels einer grösseren Zahl untersuchter erwachsener Enten nicht zu entscheiden.

Über das Verhalten der Verästlung der Subclavia des 20. Segmentes gibt Textfig. 14 Aufschluss. Sie ist wie Fig. 7 aus vier Schnitten kombiniert und lässt, wie bereits hervor-

gehoben wurde, eine grosse Übereinstimmung mit dieser erkennen, insofern noch kein grösseres achsiales Gefäss ausgebildet ist. Den Unterschied zwischen lockerem zentralem und dichtem peripherem Bindegewebe zeigt Fig. 5, Taf. XIII, welche ich auch aus dem Grunde mitteile, um eine Vorstellung von den engen Maschen des Venennetzes an der Grenze dieser beiden Formationen zu geben, da es sich in der genannten Figur um einen einzigen Schnitt handelt. Über die Bedeutung der verschiedenen aus der Axillaris hervorgehenden Arterien ist es schwierig, sich zu äussern, da die Extremität noch so unentwickelt ist, dass sich nicht einmal die späteren Regionen derselben unterscheiden lassen. Es sei nur das eine bemerkt, dass der kleine, ventralwärts gerichtete Ast (A. th. pr. Fig. 5) möglicherweise zu jenem Gefässe wird, das später als mächtige Arterie die Leibeswand versorgt und die kaudale Partie der sekundären Subclavia liefert. Vielleicht ist es auch mit jenem Gefässe identisch, das in jüngeren Stadien den unmittelbaren Anschluss der Subclavia an das Venennetz der Leibeswand vermittelt.

Ein Embryo von 4 Tagen 23 Stunden ($7^1/_2$ mm Sch.-St.-L.) besitzt noch auf der rechten Seite zwei Subclavien, die eine liegt an der hinteren Grenze des 20., die andere an der hinteren Grenze des 21. Segmentes. Doch die vordere allein erstreckt sich bis in die Extremität. Die hintere zieht nur ein kurzes Stück lateralwärts, etwa bis zur Mitte der Dorsalwand der Kardinalvene, und biegt hierauf nach rückwärts ab, um sich noch innerhalb des Rumpfes mit der Subclavia des 20. Segmentes zu vereinigen. Ob die Subclavia des 21 Segmentes bei diesem Embryo in früherer Periode bis in die Extremität reichte, lässt sich jetzt nicht mehr angeben; wenn dies aber der Fall war, was mir recht wahrscheinlich erscheint, so muss das proximale Stück dieses Gefässes als Längsanastomose der beiden Subclavien aufgefasst werden.

Wie beim Embryo von 4 Tagen 17 Stunden und in diesem Falle erschienen auch bei zehn anderen Embryonen dieser Periode die primären Subclavien mit der 20. Segmentalarterie verbunden. Es bildet dieses Verhalten demnach die Regel; nur ausnahmsweise liegt die Subclavia am hinteren Ende des 19. Segmentes. An einer anderen Stelle fand ich sie, sofern sie das einzige zur Extremität ziehende Gefäss bildete, nicht. Immerhin darf es

nicht als ausgeschlossen betrachtet werden, dass an einer noch grösseren Reihe von Embryonen gelegentlich einmal eine Subclavia beobachtet wird, die gemeinsam mit der 18. oder 21. Segmentalarterie entspringt.

Die primären einfachen Subclavien besitzen stets einen nach vorn gerichteten Verlauf und treten erst im Bereiche des 19. Segmentes in die Extremität ein. Beim Embryo von 4 Tagen 23 Stunden setzt sich die rechte Subclavia in geradem Verlauf in die primitive Armarterie fort. Die linke Subclavia dagegen spaltet sich an der Stelle, an der sie sich über die dorsale Kante der Leibeshöhle hinüber in die Extremität begibt, in zwei Äste. Dieselben vereinigen sich jedoch wieder sofort, trennen sich aber unmittelbar nach ihrer Vereinigung abermals und bleiben fortan getrennt, indem sie an zwei übereinander gelegenen Stellen den Plexus brachialis durchbohren. Diejenige Brachialis, welche die distale Lücke im Plexus zum Durchtritt benützt, zeigt weiterhin das Verhalten der gewöhnlichen Brachialis, während die obere nicht weiter verfolgt werden kann.

Da hier zum ersten Male von Nerven in der Extremität die Rede ist, muss deren Verteilung hier berührt werden. Der Plexus brachialis setzt sich bei der Ente nach meinen Untersuchungen an Embryonen aus dem 15., 16. und 17. Nerv zusammen.[1]) Es sind dies die drei letzten Halsnerven, da der Hals der Hausente nach Zählungen, die ich an mehreren Skeletten vornahm, meist aus 16 Wirbeln besteht.[2]) Die Fasern des 15. Nervs sind in ihrem Verlauf durch den Rumpf nach rückwärts, die des 16. transversal, die des 17. nach vorne gerichtet; letzteres aber nur bei den jüngsten Embryonen; bei älteren ziehen, gleich wie der 15., auch der 16. und 17. Nerv caudalwärts. An der Wurzel der Extremität angekommen, teilt sich der Plexus in zwei Stämme, die nach Fürbringer[3]) als Nn. brachiales superiores

[1]) Nach Cuvier wird der Plexus brachialis von Anas boschas aus dem 16., 17. und 18. Nerv gebildet. Die Differenz erklärt sich leicht durch die Variabilität, der die Halswirbelsäule der Vögel unterworfen ist.

[2]) Von den 16 Wirbeln sind 14 echte Cervicalwirbel. Zwei müssen nach Fürbringer (Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel etc. Amsterdam 1888.) als cervico-dorsale Wirbel bezeichnet werden, da sie mit Rippen versehen sind, die das Sternum nicht erreichen. Die Rippen des 15. Wirbels sind sehr kurz, die des 16. sehr lang.

[3]) l. c.

und inferiores zu bezeichnen sind. Die ersteren verlaufen in der Nähe des lateralen Randes der Extremität, die letzteren in der des medialen. Die Hauptäste unter den N. brachiales superiores sind — ohne Berücksichtigung der Nerven für die Schultermuskeln — der N. cutaneus brachii superior und der N. brachialis longus superior s. radialis. Die allein für die Extremität bestimmten N. brachiales inferiores sind: der N. cutaneus brachii et antibrachii inferior und der N. brachialis longus inferior, von manchen Autoren auch als N. medianus oder mediano-ularis bezeichnet. Da in den meisten Fällen, wie gerade angegeben wurde, die Arteria subclavia im Bereich des 19. Segmentes in die Extremität eintritt, so befindet sie sich in Gesellschaft des 16. Cervicalnerven.

Ich habe diese Tatsache durch genaue Zählung sowohl der segmentalen Arterien wie der Spinalganglien bei fast sämtlichen Embryonen dieser Periode sichergestellt. Sie ergibt sich aber auch aus den Angaben Frorieps, denn nach diesem Autor verläuft der erste Halsnerv neben dem caudalen Rande jener Interprotovertebralarterie, die zwischen der vierten und fünften Muskelplatte gelegen ist. Den parallelen Verlauf der A. subclavia und des 16. Halsnervs kann man in Fig. 7 an einem Embryo von 5 Tagen 8 Stunden erkennen. Da die Arterie ventral vom Nerv gelegen ist, muss sie, um in die Gabel der Armnerven zu gelangen, den Plexus durchbohren. Diese Durchtrittsstelle ist in Fig. 8 abgebildet. Der Schnitt liegt 0.08 mm vor dem früher genannten; das Nervenbündel, das auch hier der Arterie parallel zieht, ist, wie das in der früheren Figur dargestellte, ein Teil des 16. Cervicalis. Dieser erscheint als Hauptbestandteil des Plexus, der 15. Nerv beteiligt sich daran in geringerem Maße, der 17. mit noch weniger Fasern; ja es scheint mir sogar, dass er in manchen Fällen gar nicht in die Extremität eintritt.

Der eben erwähnte Embryo von 5 Tagen 8 Stunden ist der jüngste, bei welchem man die aus der A. axillaris entspringenden Äste bereits mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit als die Anlagen bestimmter bleibender Arterien der Schulter und des Oberarms erkennen kann. Besser schon gelingt die Unterscheidung bei Embryonen des siebenten Tages. Immerhin bleibt es auch dann noch schwierig, die bei der erwachsenen Ente ausgebildeten Äste der A. axillaris: die Aa. subcapsularis, circumflexa humeri anterior und profunda brachii, die sich unmittelbar nach

ihrem Ursprung in die circumflexa humeri posterior und collateralis ulnaris teilt, am Embryo aufzufinden.[1]) Übrigens war es nicht meine Absicht, die Entwicklung dieser Gefässe näher zu verfolgen. Ich will mich daher begnügen, nur noch einen Längsschnitt durch die Extremitätenanlage eines Embryo von 5 Tagen 22 Stunden (10 mm Sch.-St.-L.) mitzuteilen, an welchem eine besonders deutliche Gefässanordnung in die Augen fällt. Schon in Fig. 8 erscheint eine spitze Vorbuchtung des Lumens der axillaris nach aussen. Die Arterie, deren Ursprung dort getroffen ist, verläuft mit dem N. radialis an der Aussenseite des Armes distalwärts und gibt schliesslich ein Gefäss ab, das mit der primitiven Armarterie anastomosiert. Ich glaube darin einen Ast der Arteria profunda brachii erblicken zu dürfen. Diese Anastomose ist sehr deutlich in Fig. 9 zu sehen. Man erkennt auf dem Präparate zwei hintereinander liegende Skelettanlagen und dazwischen ein Netz weiter Gefässe, aus dem die Arterien der Hand entspringen.

Unter den Arterien, welche von der A. axillaris abgegeben werden, zieht schon bei Embryonen des sechsten Tages ein medial und ventral gekehrter Ast die Aufmerksamkeit auf sich, da er durch seine Mächtigkeit die übrigen Gefässe bedeutend übertrifft. Es ist dies das distale Ende der Anlage der Anastomose, die sich zwischen dem dritten Arterienbogen und der Axillaris entwickelt und später zur definitiven Subclavia wird. Nach den Darstellungen in der Literatur wäre man geneigt zu glauben, dass dieses Gefäss von der Kiemenregion aus nach rückwärts wächst, vorne weiter ist, sich nach hinten verjüngt und schliesslich mit der Axillaris verbindet. Dem ist aber nicht so. Vielmehr geht die sekundäre Subclavia aus zwei Arterien hervor, die sich beide in Kapillaren auflösen. Die beiden Kapillargebiete liegen ursprünglich weit voneinander getrennt. Sie werden aber kontinuierlich durch das venöse Netz der Leibeswand verbunden, das seinen Abfluss in die Kardinalvene nimmt. Die weitere Entwicklung vollzieht sich — kurz ausgedrückt — in

[1]) Die zwischen dem Abgange der A. axillaris aus der Subclavia und dem Ursprunge dieses Gefässes aus dem Truncus brachio-cephalicus liegenden Äste der Subclavia (A. sterno-acromialis und Mammaria interna) sind Äste der sekundären Subclavia und kommen daher hier nicht in Betracht.

folgender Weise: Es nähern sich durch Neubildung von Gefässen die Kapillargebiete einander; im gleichen Maße verlängern sich durch Umgestaltung bevorzugter Kapillaren die Arterien. Schliesslich vereinigen sich zuerst die Kapillargebiete, später die Arterien zu einer geschlossenen Bahn.

Ich beginne die Schilderung dieses Vorganges beim Embryo von 5 Tagen 8 Stunden und verweise zunächst auf Fig. 10, welche den Ursprung der Anastomose von der Axillaris wiedergibt. Nach einwärts von ihr liegt die Seitenrumpfvene, ventral von der letzteren eine kleine Vene, die eben im Begriffe steht, sich mit dieser zu vereinigen. Ganz das gleiche Bild zeigt Fig. 12, indem auch hier die Einmündung einer kleinen Vene in den ventralen Umfang der Seitenrumpfvene getroffen ist. Diese kleine Vene verdient aber unsere besondere Aufmerksamkeit, weil sie das Ende eines cranialen Astes der Anastomose bildet. In Fig. 11 ist ein ventral und medial gerichteter Ast dieser letzteren seiner Länge nach zu sehen. An der mit * bezeichneten Stelle entspringt von diesem Ast ein kleinerer Zweig, welcher cranialwärts verlaufend sich schliesslich in der dargestellten Weise mit der grossen Vene vereinigt. Der Hauptstamm der Anastomose aber besitzt eine caudale Richtung, während er sich gleichzeitig immer weiter nach innen und unten vorschiebt, so dass er schliesslich genau ventral von der Seitenrumpfvene zu liegen kommt. An seiner grösseren Weite leicht kenntlich, ist er 0,3 mm von seinem Ursprung aus der Axillaris nach rückwärts zu verfolgen; erst am hinteren Ende der Extremitätenbasis, an derselben Stelle, an der die ulnare Randvene Hochstetters in die Seitenrumpfvene einmündet, löst er sich in mehrere gleichweite Kapillaren auf.

Aus dieser Schilderung ergibt sich, dass das erste Verzweigungsgebiet der Anastomose in der seitlichen Körperwand und zwar hinter ihrem Ursprung gelegen ist, wo sich ihre Ästchen gleich anderen Wurzeln der Seitenrumpfvene mit dieser verbinden. Es darf daher diese Arterie als A. thoracica primitiva bezeichnet werden. Sie ist die Anlage der A. thoracica externa von Hahn und Gadow, der A. thoracica suprema von Pitzorno. Ihr Verlauf ist, wie gesagt, im ganzen caudal gerichtet und nur Äste zweiter Ordnung zweigen in cranialer Richtung ab, um jedoch schon in kurzer Entfernung in die Seitenrumpfvene zu münden.

Ebensowenig, wie bei diesem Embryo ein grösserer kopfwärts gerichteter Ast der Anastomose zu sehen ist. so wenig kann man auch ein aus dem dritten Kiemenbogen entspringendes Gefäss wahrnehmen. Doch will ich mich aus Gründen. die im folgenden dargelegt werden, über die Nichtexistenz des cranialen Anfanges der Anastomose nicht dezidiert äussern. Ich kann nur sagen: der dritte Arterienbogen scheint in diesem Stadium noch unverästelt. Nur an seinem medialen Rande gibt er ein grösseres Gefäss ab, das sich in der Kiemenbogenregion verzweigt. Doch ist dasselbe nichts anderes als das craniale Ende des Truncus arteriosus, welches sich weiterhin in zweiten und ersten Arterienbogen teilt und das Anfangsstück der Carotis externa darstellt. Beiläufig sei bemerkt, dass bei diesem Embryo auch noch der fünfte Arterienbogen existiert, der gemeinsam mit dem sechsten entspringt und an der Stelle der grössten lateralen Ausladung desselben in ihn wieder einmündet. Betrachtet man die Bahn, in welcher sich später die Anastomose entwickelt, so findet man daselbst durchweg ein lockeres Netz von Gefässen, welche mit grösseren Venen in Verbindung stehen. Von der Region der Kiemenbogen an bis zu den Ductus Cuvieri sind diese Gefässe Ästchen einer grossen Vene, die ihr Blut aus der Kiemenbogen-Region bezieht und in die V. cardinalis anterior einmündet. Ich glaube sie als V. jugularis externa ansprechen zu dürfen. In der Gegend der Ductus Cuvieri hängen die Gefässe sowohl mit der vorderen wie mit der hinteren Kardinalvene zusammen, und weiter caudal sind sie teils direkte, teils, wie wir bereits gesehen haben, indirekte Äste der hinteren Kardinalvene, indem sie das Blut zunächst in die Seitenrumpfvene leiten.

Was die Ursache betrifft, dass ich mich hinsichtlich des Abganges eines Gefässes aus dem dritten Arterienbogen nur vorsichtig äussern kann, so liegt dieselbe darin, dass beim Embryo von 4 Tagen 17 Stunden mit aller wünschenswerten Deutlichkeit zu sehen ist, dass aus dem dritten Arterienbogen, und zwar an der Stelle seines Durchtrittes durch den dritten Kiemenbogen, an seiner ventralen Seite ein Ast abgeht, welcher anfangs eine Weite von 0,006 mm besitzt. Leider ist derselbe in dem dichtzelligen Gewebe dieser Region nur auf eine kurze Strecke zu verfolgen. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass dieses Gefäss die

Anlage der sekundären Subclavia bildet, deren Ursprung in einem späteren Stadium deshalb nicht zu erkennen ist, weil — wie bereits früher hervorgehoben wurde — alle Gefässe zur Zeit der ersten Entwicklung einer akzessorischen Wandung enger als früher sind und andererseits der Arterienbogen selbst mit Rücksicht auf seinen Verlauf schief vom Schnitt getroffen wird und daher vielfach keine scharfen Grenzen darbietet. Hierzu kommt noch die Verdichtung des Gewebes in der unmittelbaren Umgebung der Arterienbogen, welche die Auffindung kleiner Gefässe ungemein erschwert. Will man auf Grund dieser Überlegung die Hypothese aufstellen, dass auch bei dem Embryo von 5 Tagen 8 Stunden die sekundäre Subclavia bereits aus dem Carotidenbogen hervorgewachsen sei, so lässt diese Annahme doch keinen weiteren Schluss auf die Bildung der Anastomose zu, denn jedenfalls hört dieses Gefäss entweder bald nach seinem Ursprung blind auf oder verbindet sich, was mir viel wahrscheinlicher scheint, mit den venösen Gefässen der lateralen Leibeswand und endigt somit in einem Netz. Dass neben diesem Netze in der späteren Bahn der Anastomose kein selbständiges Gefäss existiert, lässt sich für sämtliche Embryonen zwischen 4 Tagen 17 Stunden und 5 Tagen 8 Stunden mit Sicherheit behaupten.

Als nächsten Embryo, bei dem ich die Anlage der sekundären Subclavia schildern will, wähle ich einen Embryo von 5 Tagen 22 Stunden (10 mm Sch.-St.-L.). Die Arteria thoracica primitiva teilt sich hier unmittelbar, nachdem sie den vorderen Rand des medialen Armnervs überschritten hat, ventral von ihm in zwei Hauptäste, von denen der eine auf eine weite Strecke caudalwärts, der andere auf eine kürzere kopfwärts verfolgt werden kann. Der letztere ist wesentlich enger als der erstere und endigt ca. 0.64 mm kopfwärts von seinem Ursprunge, d. h. während die genaue Verfolgung der Serie in der bestimmten Region der Leibeswand stets einen Gefässquerschnitt zeigt, welcher grösser als die übrigen Gefässe ist, so kann man nach vorne von der angegebenen Stelle kein grösseres Gefäss mehr unterscheiden. Die Ebene, in welcher die A. thoracica anterior (so könnte man das Gefäss in diesem Stadium nennen) nach vorne zieht, entspricht etwa derjenigen Frontalebene, die durch die Mitte der mesodermalen Lungenanlage gelegt werden kann (Fig. 13). Die Distanz des Gefässes vom Pleuro-Peritonealepithel schwankt nur inner-

halb geringer Grenzen: die grösste Nähe beträgt 0,09, die grösste Entfernung 0,11 mm. An zahlreichen Stellen begegnet man Teilungen. Oftmals kann man auch mehrere dünne Ästchen in gleicher Höhe entspringen sehen. Dieselben verbinden sich entweder mit gleichdünnen Gefässen oder münden in grössere ein, welche direkte Wurzeln der Kardinalvene bilden. Was den histologischen Charakter der Arterie betrifft, so lässt ihre Wandung am Ursprung aus der Axillaris bereits eine Zusammensetzung aus mehreren Schichten erkennen. Bald aber schwindet dieser Unterschied gegenüber den umliegenden Venen und Kapillaren. Die Arterie erscheint nurmehr als Teil des Gefässnetzes der Leibeswand und gleich diesem als einfaches Endothelrohr, dessen künftige Bestimmung man allein durch genaue Beobachtung seiner nur wenig wechselnden Lage erschliessen kann. Um in dieser Hinsicht ganz sicher zu gehen, habe ich mich übrigens nicht begnügt, die Serie genau zu durchmustern, sondern ich habe Reihen von Schnitten gezeichnet, Pausen der Zeichnungen angefertigt und dieselben miteinander verglichen, um mich dadurch von der Kontinuität des präsumptiven Arterienrohres zu überzeugen.

Was den vorderen Teil der sekundären Subclavia betrifft, so habe ich bei diesem Embryo ebensowenig wie bei dem Embryo von 5 Tagen 8 Stunden ein aus dem dritten Arterienbogen entspringendes Gefäss wahrnehmen können. Dasselbe negative Resultat ergab auch die Untersuchung einiger anderer Embryonen des gleichen Alters. Allerdings sind auch hier die bereits oben erwähnten Momente vorhanden, welche einen klaren Einblick in die feinere Gefässanordnung in der Halsregion verhindern. Vor allem ist es der Umstand, dass die laterale Wand der Arterienbogen auf jedem Schnitt schief getroffen ist, welcher es sehr schwierig macht, eine sichere Entscheidung über den Abgang eines Gefässes aus diesem Teile des Rohres zu fällen. Wenn sich aber die Subclavia von vorne nach hinten entwickeln würde, so müsste man mindestens jenseits der Kiemenbogenregion, vor allem in dem lockeren Bindegewebe der Leibeswand, dorso-lateral vom Herzen, ein Gefäss finden, das sich etwa durch dieselbe Form des Querschnittes wie die A. thoracica anterior auszeichnet. Davon ist aber keine Spur zu sehen. Hier liegen wie vordem nur Gefässe, welche allein mit den Venen (V. jugularis interna und externa) in nachweisbarem Zusammenhange stehen.

Mein jüngster Embryo, bei welchem die Anastomose bereits in ihrer ganzen Länge ausgebildet ist, und der demnach der dritten Periode in der Entwicklung der Subclavia angehört, ist ein Embryo von 6 Tagen 8 Stunden, derselbe, von dem ich bereits in Textfigur 11 einen Schnitt auf S. 367 abgebildet habe. Der Abgang der sekundären Subclavia aus dem dritten Arterienbogen ist auf Fig. 15 sichtbar. Er liegt am hinteren Ende der Schilddrüse, in derselben Höhe wie der Ursprung der äusseren Carotis. Während aber die letztere an der Umbiegungsstelle der ventralen in die mediale Wand entspringt, verlässt die Subclavia den Arterienbogen an der Umbiegungsstelle der ventralen in seine laterale Seite. Den Ursprung der Anastomose aus der Axillaris sieht man in Fig. 14. Das hier in schräg ventraler Richtung absteigende Gefäss, die A. thoracica primitiva, teilt sich alsbald in zwei Hauptäste, die sich wie beim jüngeren Embryo von 5 Tagen 22 Stunden nach entgegengesetzten Seiten wenden. Um einen Überblick über die Bahn der sekundären Subclavia zu geben, teile ich noch in Fig. 16 und Fig. 17 zwei Schnitte aus deren Verlauf mit. Das erstere Bild zeigt das Gefäss an der Herzbasis, das zweite in der Höhe der Lungenanlagen. Ausser den Lungen sieht man am zweiten Schnitte dorsal die Urnieren, ventral die Spitze des Herzventrikels (in der Zeichnung nicht mehr dargestellt). Am ersten Schnitte erkennt man die beiden Bronchien, die Kuppen der Vorkammer und den an dieser Stelle noch ungeteilten Truncus arteriosus. Die Lichtung der Arterie ist, besonders auf Fig. 16, eine unregelmässige, da das Gefäss nach mehreren Richtungen Zweige abgibt; in Fig. 17 liegt bloss der Ursprung eines ventralen Astes vor. Dieses Aussehen ist weitaus häufiger anzutreffen als ein kreisrunder oder einfach ovaler Querschnitt. Auch Inselbildungen kommen sehr häufig zur Beobachtung. Im hinteren Abschnitt der Anastomose erfolgt die Verästlung mehr oder weniger in einer Ebene, so dass man meist nur dorsale und ventrale Äste unterscheiden kann. Weiter nach vorne zu aber, besonders dort, wo das Gefäss gleich jener Vene, welche das Blut aus der Kiemenbogenregion abführt (V. j. e.), in einer gegen die Pericardialhöhle vorspringenden Falte liegt, zweigen die Äste nach allen Richtungen ab. Hier ist die Wand der Arterie auch noch so dünn wie die einer Vene, während sie in der Nähe ihres Ursprunges aus der Axillaris schon merklich

verdickt ist. Nur das vorderste Stück, das unmittelbar an den Carotidenbogen anschliesst, zeigt das gleiche Verhalten wie das hintere Ende. Es ist somit bei diesem Embryo das Gefässnetz der Leibeswand sowohl caudal wie proximal an das Arteriensystem angeschlossen, ohne aber seinen Charakter noch wesentlich verändert zu haben; nur beginnt eine Längsader durch besondere Weite hervorzutreten. Die Strecke, in der die Anastomose auf dieser Serie, welche in senkrechter Richtung durch die Rumpfregion in der Höhe der vorderen Extremitäten gelegt war, erscheint, misst 2 mm. Da das Gefäss aber nicht rein schwanzwärts, sondern überdies von der Mitte nach aussen zieht, so beträgt seine Länge noch etwas darüber.

Vergleichen wir nun mit diesem Gefäss die ausgebildete sekundäre Subclavia im Anfang der vierten Periode der Entwicklung dieser Arterie. Ich wähle hierzu einen Embryo von 9 Tagen 9 Stunden. Die primäre Subclavia ist bereits verschwunden. Die arterielle Natur der ehemaligen Anastomose lässt sich hier in ihrer ganzen Länge sofort aus der verdickten Wand ersehen, die aus mehreren Schichten spindeliger Zellen besteht. Die Länge des Gefässes von seinem Ursprunge aus dem Carotidenbogen bis zur Teilung in die nunmehrige A. axillaris (ehemals A. thoracica primitiva) und A. thoracica posterior (A. thoracica suprema Pitzorno) beträgt nur wenig über 0,7 mm. Da auch dieser Embryo in der gleichen Richtung wie der Embryo von 6 Tagen 8 Stunden, d. h. senkrecht zur Schultergegend, geschnitten wurde, ergibt sich, dass das Gefäss eine starke Verkürzung erfahren hat. Dieselbe dürfte wohl mit der gleichzeitig auftretenden Verdickung seiner Wand zusammenhängen. Ausserdem mag sich die Obliteration der zahlreichen Seitenäste ebenfalls im Sinne einer Verkürzung des Rohres geltend machen. Im vorliegenden Stadium sind es nurmehr wenige Arterien, welche die Subclavia verlassen. Ein Bild des letzteren Gefässes ist in Fig. 19 zu sehen. Die Anhäufung spindeliger Zellen konzentrisch zum Lumen lässt sie leicht von den weiten Venen unterscheiden, welche lateral und ventral von ihr ein engmaschiges Netz bilden.

Zwischenstadien zwischen den Verhältnissen, welche einerseits beim Embryo von 6 Tagen 8 Stunden, andererseits bei dem von 9 Tagen 9 Stunden vorliegen, finden sich bei den Embryonen von der zweiten Hälfte des siebenten Tages und vom achten und

neunten Tage. Hier ist noch die primäre Subclavia vorhanden, die sekundäre als ununterbrochene Gefässbahn bereits ausgebildet und im Begriffe, auch histologisch den Typus einer Arterie in ihrer ganzen Länge zu erwerben. Es liegt demnach die dritte Periode, welche man im Verlaufe der Entwicklung der Subclavia unterscheiden kann, vor. Bei einem Embryo von 8 Tagen 5 Stunden besitzt das Gefäss eine Länge von mindestens 1,2 mm, so dass es darin etwa die Mitte zwischen den Gefässen der oben genannten Embryonen einhält. Die Zahl der abzweigenden Arterien ist geringer als beim Embryo von 6 Tagen 8 Stunden, grösser als beim Embryo von 9 Tagen 9 Stunden. Ein Bild dieser Arterie in der Höhe der Einmündung der oberen Hohlvene in den rechten Vorhof ist in Fig. 18 wiedergegeben.

Wenn wir auf Grund der vorstehenden Beschreibung den Verlauf der beiden Subclavien überblicken, so ergibt sich zunächst für die primäre Subclavia folgendes: Das Gefäss zieht im Bogen von rückwärts nach vorne, gelangt ventral vom Nervenplexus in die Axillargegend, durchsetzt den ventralen Teil des Plexus und kommt so in die Gabel zwischen lateralen und medialen Armnerv zu liegen. Hier gibt die Axillaris zunächst die primitive Armarterie ab, zieht hierauf nach vorne weiter und teilt sich schliesslich einerseits in die Arterien, welche zur Schulter und radialen Seite der Extremität ziehen, andererseits in die A. thoracica primitiva. Die letztere verläuft über den vorderen Rand der N. brachiales inferiores medial- und ventralwärts.

Die sekundäre Subclavia zieht zunächst in der seitlichen Leibeswand in der Längsrichtung des Tieres nach rückwärts. Bei der erwachsenen Ente ist jedoch das Herz soweit kaudalwärts gerückt, dass die Subclavia fast horizontal zur Extremität zieht. Sie lagert sich hier, wie ich mich durch eigene Beobachtung überzeugte, auf die ventrale Seite des hinteren Teiles des Plexus, ohne dass es zu einer Schlingenbildung seitens der Nerven kommen würde, und gelangt mit denselben an die mediale Seite des Oberarms. Bei Embryonen findet man sie hier in derselben Lage zum N. mediano-ulnaris wie die A. brachialis der Säugetiere zum N. medianus gelegen ist. Beim erwachsenen Tiere hingegen liegt infolge Änderung in der Stellung der Extremität das Gefäss auf dem Nerv.

Ich bin hiermit am Schluss der Arbeit angelangt und möchte nun noch auf einige Punkte, die mir von besonderer Bedeutung sind, zurückkommen.

Betrachten wir die seitliche Leibeswand in einem frühen Stadium an der Stelle der späteren Extremitätenanlagen, aber noch ehe die Wolffsche Leiste deutlich hervortritt, so finden wir darin — wie geschildert wurde — einige netzförmig verbundene Gefässe, die mit der hinteren Kardinalvene in Zusammenhang stehen, somit als Venen bezeichnet werden müssen. In dieses Netz wachsen, während gleichzeitig das Bindegewebe der Extremitätenanlage zunimmt, die segmentalen Arterien aus der Aorta hinein. Erst von diesem Augenblicke an wird die Zirkulation in den Gefässen der Leibeswand eine lebhafte, denn bis dahin waren die Venen derselben nur Divertikel der Kardinalvene gewesen. Wie aus der Betrachtung von Textfig. 2 hervorgeht, sind die ersten Arterien der Leibeswand, d. h. die Anlagen der A. axillares, zunächst sehr kurz, denn die Einmündungsstellen derselben in das Gefässnetz liegen vielfach dicht neben den Austrittsstellen der Venen aus demselben. Bald aber kommt es, parallel mit der Zunahme des Bindegewebes in der Wolffschen Leiste, zu einer Verlängerung der Axillaris in die Extremitätenanlage hinein, d. h. zur Bildung der primitiven Armarterie. In diesem Stadium, welches durch die Embryonen 6 und 7 der ersten Periode repräsentiert wird, verdienen zwei Momente besondere Erwähnung. 1) Dass sich jede Subclavia in eine Brachialis fortsetzt und zwar auch in dem Falle, als sie sich innerhalb des Rumpfes spaltet; dann erscheinen eben entsprechend viele Brachiales in der Extremität. 2) Dass die Anlagen der Brachiales zunächst Teile eines Netzes sind, welches das zentrale, lockere Gewebe der Extremitätenanlage durchzieht. Dieses Netz darf wohl nach seinem direkten Anschluss an die Subclavien als arterielles bezeichnet werden, wenngleich eine Grenze zwischen Arterien und Venen mit Rücksicht auf die Gleichheit der Wände vorderhand nicht gezogen werden kann. In der nun folgenden weiteren Ausbildung der Extremität kommt es zu einer bedeutenden Verlängerung der Maschen dieses Netzes, vor allem in der Längsrichtung der Extremität, während die Zahl der Gefässe im zentralen Teile keine — oder mindestens keine wesentliche — Zunahme erfährt. So glaube ich, die Entwicklung

der Armarterien mit jenem ursprünglichen Netze in Zusammenhang bringen zu müssen.

Ich verkenne nicht, dass ich mich hier auf dem Boden der Hypothese befinde; doch legt das Vorkommen eines primitiven arteriellen Gefässnetzes diese Hypothese nahe. Zu ihrer Begründung erinnere ich an das bei den einzelnen Embryonen Gesagte und verweise auf die wiedergegebenen Rekonstruktionen und Kombinationsbilder. Selbstverständlich kann man nur an der Hand plastischer Modelle einer geschlossenen Entwicklungsreihe, die bei Embryo 6 anfangen und bis zum ausgebildeten Zustande reichen müsste, einen Aufschluss über die Anlage sämtlicher Arterien des Flügels erhalten. Diese Untersuchung muss der Zukunft vorbehalten bleiben. Da aber die primitive Armarterie nicht als unverästelter, seinem Ziele gradlinig zustrebender Stamm, sondern als Teil eines Netzes angelegt wird, so darf der Gedanke nicht von der Hand gewiesen werden, dass auch noch andere Arterien ursprünglich Abschnitte eines Netzes bilden, welche infolge ihrer günstigen Lage zur Strömungsrichtung des Blutes eine Weiterentwicklung erfahren, während andere Teile des Netzes zurückgebildet werden.

Insofern scheint mir auch, dass in der bereits für überwunden gehaltenen, von E. Müller erst zu neuem Leben wiedererweckten Lehre von Baader und Krause bezüglich der Erklärung der Arterienvarietäten ein richtiger Kern steckt. Allerdings ist der Unterschied zwischen der alten und dieser neuen Auffassung, welche sich auf die jüngsten Entwicklungsstadien stützt, ein grosser, indem ich niemals die Existenz eines gleichmässig ausgebildeten Netzwerkes anerkennen möchte, sondern die Maschen desselben von vornherein gesetzmässig gelagert finde. Dagegen bin ich auch genötigt, der Ansicht von Ruge entgegenzutreten, „dass gewisse Bahnen sich früher anlegen als andere, wozu auch die A. brachialis gehört.“ Das Irrtümliche dieser Meinung lässt sich ohne weiteres durch die Textfig. 7 widerlegen. Dass sich die Arteria brachialis schon in früher Zeit durch grössere Weite vor den übrigen Ästen der Axillaris auszeichnet, hängt einerseits mit ihrer Lage zusammen, derzufolge das Blut bei seinem Abfluss in dieselbe dem geringsten Widerstande begegnet, andererseits mit ihrem Verbreitungsgebiet, welches die wachsende Spitze der Extremität umfasst. Der Einfluss der Grösse des Aus-

breitungsgebietes für die Entwicklung einer Arterie dürfte auch die Ursache sein, dass die A. thoracica bald eine so mächtige Ausbildung erfährt.

Ein zweiter Punkt, auf den ich kurz verweisen möchte, betrifft das zeitliche Verhältnis im Auftreten der Arterien und Nerven. Schon E. Müller hat einen menschlichen Embryo von 5 mm beschrieben, bei welchem zahlreiche Blutgefässe in der Extremitätenanlage enthalten waren, indessen die Nervenplatte in ihrem Wachstum erst bis an die Wurzel der letzteren vorgedrungen war. Unter den Blutgefässen konnte man bereits die Arterien unterscheiden, welche in der Achse der Extremität „ein Wundernetz“[1]) von grosser Distinktion und Schönheit bilden. Doch liessen sich in diesem Netze noch nicht jene Zweige erkennen, welche Müller bei älteren Embryonen (8 mm, 11,7 mm) als die Anlagen definitiver Arterien deutete. Bei diesen aber sind bereits die Nerven in die Extremität eingewachsen und gerade ihre Lagebeziehung zum arteriellen Netze gestattet die nähere Bezeichnung der Elemente des letzteren. — Wie Müller beim Menschen, findet auch de Vriese bei Säugetieren als erstes Stadium der Gefässanlage in der Extremität ein indifferentes Netz. Erst parallel mit dem Eindringen der Nerven differenzieren sich in dem Netze bestimmte Gefässbahnen, welche die Nerven begleiten und die Anlagen der definitiven Arterien darstellen.

Hingegen sind bei mehreren meiner Entenembryonen die bedeutungsvollsten Arterien (A. brachialis, thoracica primitiva, profunda brachii) bereits als solche bestimmbar, indessen die Nervenplatte noch an der Wurzel der Extremität halt macht. So ergibt sich demnach, dass sich bei den Vögeln gewisse Arterien vor den Nerven in den Extremitätenanlagen differenzieren.

Ob auch noch andere Arterien bereits zu so früher Zeit angelegt sind, vermag ich vorläufig noch nicht anzugeben. Der Widerspruch, der zwischen meinen Befunden und jenen der genannten Autoren, vor allem von de Vriese liegt, dürfte

[1]) Die Bezeichnung dieses Netzes als „Wundernetz“ halte ich für eine höchst unglückliche. Es ist ein embryonales Kapillarnetz, aus dem das Blut in mehrere Venen abfliesst, weiter nichts. Darum stimme ich auch mit denjenigen Autoren überein, welche die Ableitung der Wundernetze der Edentaten von embryonalen Verhältnissen für irrtümlich halten.

meiner Meinung nach weniger in einem prinzipiellen Gegensatze zwischen der Klasse der Vögel und jener der Säugetiere beruhen, als darin, dass mir ein günstigeres Material, jüngere und besser konservierte Embryonen, zur Verfügung standen. Darum vermute ich, dass man auch bei den Säugetieren ähnliches finden wird, wenn die Untersuchungen fortgesetzt werden. Doch möchte ich nicht dahin verstanden werden, als ob ich die Anlage aller Armarterien auf die früheste embryonale Periode beschränkt glaubte. Es soll vielmehr durch die vorliegenden fragmentarischen Mitteilungen nur darauf hingewiesen werden, dass neben der Anlage von Arterien entlang den Nerven, worauf zuerst Zuckerkandl[1]) aufmerksam gemacht hat, auch eine direkte Ausgestaltung frühzeitig angelegter Bahnen vorkommt.

Sucht man nach den ursächlichen Momenten in der Entwicklung der Arterien, so kann man nicht umhin, die erste Anlage derselben, die Bildung mehrerer segmentaler Gefässe aus der Aorta, als Ausdruck der Vererbung, als eine notwendige Folge der Stammesentwicklung, zu betrachten. Dadurch wird auch ein bedeutungsvolles Licht auf die Frage nach dem Ursprunge der Extremitäten geworfen. Wir wissen nunmehr, dass sie von Nerven, Muskeln und Gefässen mehrerer aufeinander folgender Segmente versorgt werden. Für jeden vorurteilsfreien Beurteiler wird der Nachweis segmentaler Gefässe ein neues, schwer wiegendes Argument gegen die Gegenbaursche Archipterygiumtheorie bilden. — Nach dem Ergebnisse der embryologischen Untersuchungen möchte man die segmentalen Subclavien zunächst nur als die Arterien der seitlichen Leibeswand betrachten, da sie an den jüngsten Embryonen bloss mit dem venösen Gefässnetz dieser letzteren verbunden erscheinen. Erst in dem Maße als sich die seitliche Leibeswand zur Extremitätenleiste erhebt, wächst auch in diese ein Ast der Subclavia, die primäre Axillaris ein, welche sich verästelt und durch Wiedervereinigung ihrer Zweige ein Netz liefert, das mit dem der Leibeswand aufs innigste zusammenhängt. Die Ausbildung dieses Netzes darf bereits unter diejenigen embryologischen Prozesse gezählt werden, welche Roux in die zweite Entwicklungsperiode,

[1]) Über die Entstehung der Vorderarmgefässe beim Kaninchen und bei der Katze. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft in Göttingen 1893.

die Periode des funktionellen Lebens verweist. Denn dieselbe entspricht einem physiologischen Bedürfnisse der wachsenden Extremität. Die weitere Umgestaltung des Netzes zu den primären Hauptarterien ist die Folge hydrodynamischer Gesetze, die jedoch niemals rein zur Geltung kommen, sondern sich den biologischen Eigenschaften der zu versorgenden Gewebe anpassen müssen.

Ähnliche Gedanken haben auch schon E. Müller und neuestens Göppert in seinem kritischen Referat „Die Beurteilung der Arterienvarietäten der oberen Gliedmaßen bei den Säugetieren und dem Menschen" (Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 14. Bd.) ausgesprochen. Auf das letztere seien zum Schlusse jene Leser verwiesen, welche sich über den derzeitigen Stand der Phylogenese und Ontogenese der Extremitätenarterien im speziellen genau zu unterrichten wünschen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII, XIV u. XV.

Sämtliche Figuren wurden mit dem Zeichenapparat von Oberhäuser entworfen. Der Abstand der Zeichenebene von der Tischplatte betrug 23 cm.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

A.	= Aorta.	Pl. br.	= Plexus brachialis.
A. ax.	= Arteria axillaris.	S. R. V.	= Seitenrumpfvene.
A. s.	= „ subclavia.	Un.	= Urniere.
E.	= Extremität.	Uw.	= Urwirbel.
Ek.	= Ectodermkappe.	V. c. p.	= Vena cardinalis posterior.
N.	= Nerv.	V. u.	= „ umbilicalis.
Lh.	= Leibeshöhle.	W. G.	= Wolffscher Gang.

Fig. 1. Querschnitt der Wolffschen Leiste eines Embryo von 30 Urwirbeln. Am. = Amnion. Objektiv 7a von Reichert, eingeschobener Tubus.

Fig. 2. Querschnitt der Wolffschen Leiste eines Embryo von 32—33 Urwirbeln. V. s. = V. segmentalis. Vergr. wie bei Fig. 1.

Fig. 3. Querschnitt der Wolffschen Leiste eines Embryo von 36 Urwirbeln. Am. = Amnion. Man sieht die Eintrittsstelle einer segmentalen Vene in die V. c. p. Vergr. wie bei Fig. 1.

Fig. 4. Querschnitt der Extremitätenanlage eines Embryo von ca. 40 Urwirbeln. M. K. = Malpighisches Körperchen. Vergr. wie bei Fig. 1.

Fig. 5. Querschnitt der Extremitätenanlage eines Embryo von 4 Tagen 17 Stunden. A. th. pr. = Arteria thoracica primitiva. V. Rn. = Venöses Randnetz. Vergr. wie bei Fig. 1.

Fig. 6. Extremität eines Embryo von 4 Tagen 8 Stunden ($6^1/_2$ mm N.-St.-L. A. br. = Arteria brachialis. Obj. 4b von Reichert, Tubuslänge 175.

Fig. 7 u. 8. Rechte Körperhälfte eines Embryo von 5 Tagen 8 Stunden ($8^1/_2$ mm Sch.-St.-L.). N. br. s. = Nervi brachiales superiores. N. br. i. = Nervi brachiales inferiores. A. pr. br. = Arteria profunda brachii. Obj. 1a von Reichert, Tubuslänge 175 mm.

Fig. 9. Rechte Körperhälfte eines Embryo von 5 Tagen 22 Stunden (10 mm Sch.-St.-L.) R. v. = Randvene der Extremität, die übrigen, Bezeichnungen wie früher. Obj. 1a von Reichert, Tubuslänge 175 mm.

Fig. 10—12. Basis der linken Extremität eines Embryo von 5 Tagen 8 Stunden ($8^1/_2$ mm Sch.-St.-L.) S. A. = Seitenast der A. thoracica primitiva. V. = eine kleine Vene, welche das Ende des aus dem Seitenaste bei * hervorgehenden Gefässes darstellt. In Fig. 12 ist der Ursprung der A. profunda brachii getroffen. Obj. 7a von Reichert, eingeschobener Tubus.

Fig. 13. Embryo von 5 Tagen 22 Stunden. Ms. L. = Mesodermale Lungenanlage (freies kaudales Ende des Lig. hepato-pulmonale). O. a. t. = Ostium abdominale tubae. M. = Magen. Obj. 1a von Reichert, Tubuslänge 175 mm.

Fig. 14—17. Teile von Querschnitten durch einen Embryo von 6 Tagen 8 Stunden (12 mm Sch.-St.-L.) An. = Anastomose. Lu. = Lunge. Le. = Leber. L. h. p. = Ligamentum hepato-pulmonale. Plp. H. = Pleuroperitoneal-Höhle. N. th. = N. thoracicus. N. v. = N. vagus. V. j. i. = V. jugularis interna. V. j. e. = V. jugularis externa. Pc. H. = Pericardialhöhle. Oe. = Ösophagus. Tr. = Trachea. Th. = Thyreoiden Ab. = Arterienbogen. Gangl. j. v. = Ganglion jugulare vagi. Br. s. = Bronchus sinister. Atr. s. = Atrium sinistrum. O. a. t. = Ostium abdominale tubae, Obj. 4b von Reichert, Tubuslänge 155 mm.

Fig. 18. Partie aus einem Querschnitt durch einen Embryo von 8 Tagen 5 Stunden. Lu. Sp. = Lungenspitze. Pl. R. = Pleuraraum. Pc. H. = Pericardialhöhle. V. c. s. = V. cava superior. Atr. d. = Atrium dextrum. A. p. d. = Art. pulmonalis dextra. Kn. = Knorpel. Obj. 4b von Reichert, eingeschobener Tubus.

Fig. 19. Partie aus einem Querschnitt durch einen Embryo von 9 Tagen 9 Stunden. Tr. a. = Truncus arteriosus. Br. s. = Bronchus sinister. N. v. = Nervus vagus. A. p. s. = Arteria pulmonalis sinistra. Ab. = Arterienbogen. V. j. i. und V. j. e. = V. jugularis interna und externa. Kn. = Knorpel. Obj. 4b von Reichert, eingeschobener Tubus.

(Aus dem anatomischen Institut in Strassburg.)

Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe.

IV. Weitere Mitteilungen über rote Blutkörperchen.[1])

Technisches, Tylopoden-Erythrocyten, Kernreste, basophile Körnelung, Pseudostrukturen.

Von

Dr. **Franz Weidenreich,**

a. o. Professor und Prosektor am Institut.

Hierzu Tafel XVI u. XVII.

1. Technisches.

In der ersten Mitteilung meiner Studien über das Blut habe ich die Aufmerksamkeit der Morphologen auf die Tatsache gelenkt, dass sich im Laufe der Zeit eine falsche Vorstellung von der normalen Form der Säugererythrocyten herausgebildet hat. Ich habe dort und auch in den folgenden Aufsätzen einzelne Methoden und Kunstgriffe angegeben, mit denen es mehr oder weniger leicht gelingt, meine Angaben auf ihre Richtigkeit zu prüfen, ohne dass es mir geglückt wäre, alle Zweifler von der so sinnfälligen Tatsache zu überzeugen. Auch heute glaube ich nicht, dass es mir vergönnt sein wird, die liebgewordene Vorstellung völlig zu zerstören; trotzdem möchte ich denjenigen, die ohne Voreingenommenheit an die Anfertigung und Prüfung eines Blutpräparates herantreten, ein Mittel an die Hand geben, das nicht nur mit Leichtigkeit die normale Napfform der Blutkörperchen als Dauerpräparat zu fixieren gestattet, sondern auch in jedem Anfängerkurs rasch gelehrt und erlernt werden kann.

An anderen Orten ist zwar bereits die Methode von mir publiziert worden (1906 a); da aber die betreffenden Zeitschriften den Anatomen weniger zugänglich sind und ich gerne

[1]) Studien über das Blut etc.
I. Form und Bau der roten Blutkörperchen. Dies. Arch. Bd. 61. 1902.
II. Bau und morphologische Stellung der Blutlymphdrüsen. Ebenda Bd. 65. 1904.
III. Über den Bau der Amphibienerythrocyten. Ebenda Bd. 66. 1905.

die bildlichen Belege für den Wert des Verfahrens geben möchte, so will ich hier nochmals auf die Technik eingehen.

Die bisherige Methodik des Blut-Trockenpräparates beruht im wesentlichen auf den Angaben Ehrlichs, die ihrerseits wieder, wie Ehrlich ausführt (1878—79, 1879), auf dem von Rob. Koch für die Bakteriendarstellung angewandten Verfahren basieren. Das Charakteristische besteht hierbei darin, dass das Blut in möglichst dünner Schicht ausgebreitet und rasch zum Trocknen gebracht wird, ehe stärkere Schrumpfungen auftreten. Zunächst war diese Methode von Ehrlich nur für die Darstellung der Granulationen in den Leukocyten bestimmt; er hielt das einfache Antrocknen für die beste Fixationsmethode, weil dadurch die „chemische Individualität" am wenigsten sich ändere; auf die Erhaltung des morphologischen Bildes kam es ihm also gar nicht an. Derartige nicht weiter behandelte Präparate gestatteten keine Untersuchung der roten Blutkörperchen, weil bei Anwendung wässeriger Farblösungen das Hämoglobin aus ihnen austrat. Ehrlich begegnete diesem Übelstande dadurch, dass er die Präparate einer längerdauernden Hitzeinwirkung von 120 bis 130 ° unterwarf (1879). Alle histologischen Fixationsmittel, wie Alkohol, Osmiumsäure, Chromsäure u. a., wurden anfänglich als unbrauchbar zurückgewiesen, weil sie den chemischen Charakter ändern sollten. Ehrlichs Nachfolger haben sich nicht mehr streng an diese Abweisung der chemischen Mittel zu Fixationszwecken gehalten und später hat Ehrlich selbst (cf. Ehrlich und Lazarus, 1898) auch diese Mittel akzeptiert. Ich glaube, die weitere Literatur der Technik übergehen zu dürfen, die zudem in der „Encyclopädie der mikrosk. Technik" eine eingehende Berücksichtigung erfahren hat, da ja am Prinzip der Ehrlich-Kochschen Methode nicht gerüttelt wurde; alle vorgeschlagenen Varianten beziehen sich nur auf die Fixation mit chemischen Mitteln nach dem Antrocknen, die bald als Flüssigkeiten, bald in Dampfform Verwendung fanden.

Ich will mir kein Urteil darüber gestatten, ob die ursprüngliche Voraussetzung Ehrlichs richtig ist, d. h. ob wirklich das einfache Antrocknen den chemischen Charakter der Blutelemente weniger alteriert als eine Reihe der sonst gebräuchlichen Reagentien, ganz abgesehen davon, dass man mit der Hitzefixation wenig Definitives über die „chemische Individualität"

bisher erfahren hat. Ich beurteile den Wert einer Methode nach der Erhaltung des morphologischen Bildes und kann aus diesem Grunde der Hitzefixation vor der mit chemischen Mitteln keinen Vorzug geben; von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, haben aber beide Methoden ihre Nachteile, die sich an den verschiedenen Blutelementen in verschieden hohem Grade äussern. Hier interessieren uns zunächst die roten Blutkörperchen; die farblosen Elemente werden in der Hand des Geübten mit der Ehrlichschen Methode recht gut konserviert, doch habe ich auch hier ein Verfahren angewendet, das ungleich bessere Bilder liefert und Kern- und Protoplasmastrukturen, Granulationen und Zentralkörper, ebenso wie die verschiedenen Phasen der amöboiden Bewegung an den weissen Blutkörperchen im Trockenpräparat zu sehen gestattet; ich werde diese Methode in Bälde publizieren. Jedenfalls gibt die einfache Trockenmethode keine richtige Vorstellung von der Form der roten Blutkörperchen, sie erscheinen mehr oder weniger als plattgedrückte Scheiben und nur in den bestgelungenen Präparaten tritt die zentrale Depression einigermassen deutlich hervor; Kantenansichten, Geldrollen oder Maulbeerformen erhält man nur sehr gelegentlich und unvollkommen als ein Produkt des Zufalls; dazu kommt, dass nur solche Präparatstellen brauchbar sind, an denen die Erythrocyten in einfach ausgebreiteter Schicht liegen, während an dickeren Stellen die Blutkörperchen zusammensintern.

Das Verfahren, das ich anwende, vermeidet nicht nur diese Übelstände, sondern es erhält auch die natürliche Napfform der Erythrocyten, gibt stets reichlich Kantenansichten und gestattet, Geldrollen und Maulbeerformen absichtlich darzustellen und als gefärbtes Dauerpräparat zu fixieren. Bei alle dem ist die Methode sicherer und einfacher als die Ehrlichsche, sodass ich sie wohl empfehlen darf. Das Verfahren beruht auf einem der Ehrlichschen Methode gerade entgegengesetzten Prinzip. Um jede Alteration der Blutelemente zu verhindern, lässt Ehrlich das Blut rasch antrocknen und fixiert erst dann, d. h. er macht durch thermische oder chemische Reagentien die Zellen für die weitere Behandlung geeignet. Ich verfahre umgekehrt; da ich fand, dass das Antrocknen schon das morphologische Bild alteriert, fixiere ich vor dem Antrocknen und benutze das Antrocknen, das ohne Einfluss auf die bereits fixierten Elemente ist, nur um die korpusculären

Bestandteile des Blutes in bequemer Form auf dem Deckglas, bezw. Objektträger, der weiteren Behandlung zugänglich zu machen. Die Idee, frisches Blut direkt mit den fixierenden Reagentien in Verbindung zu bringen, ist ja keineswegs neu; entweder wurde empfohlen, die auf dem Objektträger ausgebreitete Blutschicht ohne weiteres in die Fixationsflüssigkeit (Sublimat, Osmium, Flemmingsche Lösung etc.) einzutauchen, oder aber einen Tropfen Blut in das Fixativ direkt einlaufen zu lassen und dann gewissermassen im feuchten Verfahren die Blutelemente wie ein Gewebestück weiterzubehandeln. Aber diese Methoden haben grosse Nachteile; die farbigen Blutkörperchen namentlich sind recht leicht vulnerable Gebilde und bekanntlich osmotischen Einflüssen in hohem Masse ausgesetzt, darum ist jeder Flüssigkeitszusatz zum frischen Blut gefährlich und alteriert das morphologische Bild. Aber abgesehen davon leidet noch das erst erwähnte Verfahren an dem Mangel, dass die Blutschicht leicht weggeschwemmt wird, und das zweitgenannte an der übergrossen Kompliziertheit.

Nach langen Versuchen bin ich dazu gekommen, die einfache Dampffixation als die alleinig brauchbare und den weitestgehenden Ansprüchen genügende Methode zu erproben. Dadurch wird natürlich die Zahl der zur Verfügung stehenden Reagentien eine beschränkte; in Betracht kommen nur solche, deren Dämpfe konzentriert genug sind, um eine augenblicklich wirkende Fixation herbeizuführen, und auch wirklich fixierende Eigenschaften besitzen. Dabei zeigt sich, dass gerade die Mittel, welche bei Anwendung des Ehrlichschen Prinzips als Ersatz für die Hitzefixation besonders anempfohlen wurden, nämlich absoluter Alkohol und Äther, bei meinem Verfahren versagen, da ihre Dämpfe fast augenblicklich das Blut lackfarben machen; ihre „fixierende“ Wirkung erstreckt sich also nur auf die bereits durch Eintrocknung „fixierten“ Blutkörperchen, sodass man diese beiden Reagentien aus der Reihe der reinen Fixationsmittel zu streichen hat. Dagegen erweisen sich in hervorragendem Masse Osmiumsäure und Formalin brauchbar. Ich schildere nun zunächst die Art, wie ich verfahre.[1])

[1]) Nachdem ich bereits den grössten Teil dieser Abhandlung niedergeschrieben hatte, erschien eine Publikation J. Jollys (Fol. haematol. 1906, No. 4), worin er für Malassez und sich die Priorität des Verfahrens be-

Man bringt in eine niedrige Glasschale oder Glasdose, deren Öffnung ausreicht, um zwei oder drei Objektträgern nebeneinander Platz zu bieten, einige ccm einer 1⁰/oigen Lösung von Osmiumsäure (Osmiumtetroxyd) und setzt die Objektträger, die man auf die offene Schale legt, 1 Minute den Dämpfen aus. Dann sticht man in die gereinigte (schweissfreie!) Fingerbeere ein und streicht den austretenden Bluttropfen mit dem Finger rasch auf der Dampfseite des Objektträgers in möglichst dünner Schicht aus, wobei man allerdings den Finger nicht zu sehr aufdrücken darf, um die Blutkörperchen nicht platt zu pressen. Ebenso rasch bringt man den Objektträger, die Blutschicht den Dämpfen zugekehrt, wieder auf die Glasdose und belässt sie dort ¼ bis ½ Minute (nicht länger!!), gleichviel ob das Blut getrocknet ist oder nicht: im letzteren, dem häufigeren Falle überlässt man dann das Trocknen einfach der Luft. Ist das geschehen, so ist eigentlich das Präparat schon fertig; denn es eignet sich so schon vollständig für das Studium der Form der Blutkörperchen. Man hat nämlich nur nötig, einen Tropfen Wasser und ein Deckglas auf den Objektträger zu bringen, die roten Blutkörperchen erscheinen dann in gleicher Form und Farbe wie im frischen Blutpräparat. Ein derartiges Präparat lässt sich auch als Dauerpräparat aufbewahren, man braucht nur das Deckglas wieder abzunehmen und das Wasser

---

ansprucht. Malassez hat schon 1882 für Ausstrichpräparate des Knochenmarks die Osmiumdampf-Fixation vor dem Eintrocknen empfohlen und Jolly hat 1902 dieselbe Methode auf das Blut angewandt. Wie ein Blick in die Zusammenstellungen der allgemeinen mikroskopischen und speziell-hämatologischen Hand- und Lehrbücher zeigt, sind Jollys Angaben unbekannt geblieben und infolgedessen auch mir entgangen; der Grund hierfür ist darin zu suchen, dass die betr. Angaben nur nebenbei gemacht wurden und ausserdem die Autoren selbst wieder von der Methode abkamen, weil sie die Färbbarkeit herabgesetzt fanden (cf. meine Ausführungen in Fol. haematol. 1906, No. 5). Was diesen Mangel angeht, so trifft er nur dann zu, wenn man die Dämpfe zulange einwirken lässt; hält man sich an meine Zeitvorschriften, so wird man überhaupt nicht unter erschwerter Färbbarkeit zu leiden haben. Dann aber bin ich doch genötigt, hervorzuheben, dass Jolly den Wert der Methode gerade für die Darstellung der natürlichen und der passageren Formen der Erythrocyten (und auch der Blutplättchen — Verh. d. anat. Gesellschaft, Rostock 1906) vollständig übersah, während ihre grosse Bedeutung, wie ich nachwies, vor allem in diesem Vorzug liegt. Endlich ist die fixatorische Vorbehandlung des Objektträgers vor dem Ausbreiten der Blutschicht weder von Malassez noch von Jolly geübt worden.

mit Filtrierpapier abzutrocknen; die auf dem Glase haftende und fixierte Blutschicht hält sich dauernd.

Will man dagegen in Balsam einbetten, so muss man zuvor färben, da die natürliche Farbe gegenüber dem stark lichtbrechenden Balsam nicht ausreicht. Als Farbstoffe lassen sich alle die verwenden, die man auch sonst für rote Blutkörperchen gebraucht, also besonders Eosin, Methylviolett oder Gentianaviolett; vor allem aber möchte ich auch Ehrlichs Triacid und die Giemsasche Farblösung für Romanowsky-Färbung empfehlen, die man am besten fertig von G. Grübler & Co. in Leipzig bezieht; mit Triacid färbt man $^1/_4$ Stunde, mit der verdünnten Giemsaschen Lösung dagegen eine Stunde und länger, weil man bei dieser Färbung erst nach längerer Zeit die schönen Farbenunterschiede der einzelnen Blutelemente herausbringt. Da die Osmiumsäure, namentlich nach längerer Einwirkung die Empfänglichkeit für die Tinktionsmittel vermindert, kann man die Präparate vor dem Färben mit einer sehr schwachen, hellroten Lösung von Kaliumpermanganat für einen Augenblick übergiessen; doch wird dieser Behelf unnötig, wenn man die von mir oben angegebene Fixationszeit nicht überschreitet. Nach beendeter Färbung spült man mit gewöhnlichem Wasser ab, trocknet mit Filtrierpapier und schliesst in Balsam ein.

In den bereits erwähnten Publikationen habe ich noch einige Modifikationen dieses Verfahrens angegeben, die aber für die Fixation der roten Blutkörperchen belanglos sind, so die Art der Ausbreitung des Bluttropfens und den Zusatz von Eisessig zur Osmiumsäure. Ich glaubte besonders mit letzterem Mittel die Kerne der farblosen Blutelemente besser darstellen zu können; doch genügt auch die reine Osmiumsäure für gewöhnliche Zwecke und für genauere Untersuchungen der Leukocyten ist das später zu publizierende Verfahren vorzuziehen. An Stelle der Osmiumsäure lässt sich auch Formol (unverdünnt!) gebrauchen. Die Osmiumsäure kann natürlich immer wieder verwendet werden, solange sie nicht zersetzt ist und noch kräftig riecht.

Um nun eine Vorstellung davon zu geben, wie die roten Blutkörperchen in den nach meinem Verfahren angefertigten Präparaten aussehen, gebe ich in Fig. 1 eine ausserordentlich charakteristische Gruppe von Erythrocyten wieder; man erkennt die natürlichen Napfformen ohne weiteres Kommentar und ein

Vergleich mit den Formen, wie sie im frischen Präparat oder nach Verdünnung mit menschlichem Serum zur Beobachtung gelangen (cf. Fig. 1 und 3 meiner Arbeit 1902), zeigt ihren ausgezeichneten Erhaltungszustand.

Diejenigen, die geneigt sind, die Napfform als ein Kunstprodukt oder eine Modifikation der normalen bikonkaven Scheibenform aufzufassen, werden selbstverständlich auch zunächst den Verdacht hegen, dass es sich bei den nach meiner Methode darstellbaren Napfformen nicht um die Erhaltung der natürlichen Form, sondern um eine artifizielle Änderung der Scheibe handelt. Aus diesem Grunde möchte ich die Frage hier kurz erörtern, ob mein Verfahren diesen Einwand rechtfertigt. Nimmt man an, dass die Napfform nur eine künstlich alterierte Scheibe darstellt, so können nach dem, womit wir bei der Formveränderung der roten Blutkörperchen als absolut gesicherte Erkenntnis rechnen dürfen, nur zwei Momente in Betracht kommen, die imstande sind, die Scheibe in die Napfform überzuführen, das eine ist die Hitzewirkung, das andere die Quellung. Es ist schon längst bekannt (cf. mein Referat 1904), dass bei starker Erwärmung die roten Blutkörperchen aus der Scheiben- in die Kugelform übergehen und dabei durch die Napfform hindurchpassieren; Albrecht (1904) hat darauf aufmerksam gemacht, dass meine ursprünglichen Befunde so erklärt werden könnten. Demgegenüber habe ich schon nachgewiesen, dass die Napfform ganz unabhängig von der Temperatur in jedem vorsichtig angefertigten, frischen Präparat zu sehen ist. Bei der Fixation mit Osmiumdämpfen kann natürlich von einer Hitzealteration gar keine Rede sein, da ja alle Manipulationen nur bei Zimmertemperatur vorgenommen werden.

Das zweite Moment, die Quellung, ist von Jolly (1905 a) als Ursache des Auftretens der Napfform beschuldigt worden; meine Angaben, dass man die Napfformen am leichtesten zur Anschauung bringen könne, wenn man frisches Blut in 1 %ige Osmiumsäure einlaufen lasse, konnte dieser Autor bestätigen, nur glaubt er, dass dieses Fixativ eine Quellung der ursprünglichen Scheibenform verursache. Dass ich diese und andere Einwände, die Jolly gegen meine Anschauung erhoben hat, nicht als zutreffend anerkennen kann, habe ich vor kurzem (1905 c) näher ausgeführt und begnüge mich mit dem Hinweis auf den Inhalt dieses Artikels.

Bei meinem Verfahren der Osmiumdampf-Fixation ist die Möglichkeit einer Quellung aus folgenden Gründen auszuschliessen: Die Napfform entsteht dann aus der Scheibenform, wenn der Blutkörperchen-Inhalt Wasser aus dem umgebenden Medium aufnimmt, das ist aber dann der Fall, wenn der Salzgehalt des Blutkörperchens gegenüber diesem letzteren ein höherer wird; dass aber die blossen Osmiumdämpfe die Konzentration des Blutplasmas verringern oder die des Blutkörperchen-Inhaltes bei gleichzeitiger Indifferenz des Plasmas erhöhen, wäre ohne jedes Analogon und schon deswegen absolut unwahrscheinlich, weil für osmotische Vorgänge eine gewisse Zeit erforderlich ist, nach meinen besonders darauf gerichteten Untersuchungen aber nur eine 3—5 Sekunden lange Einwirkung der Dämpfe genügt, um die Form (nicht das Hämoglobin) der Erythrocyten zu fixieren. Aber angenommen die Osmiumdämpfe könnten tatsächlich durch Quellung Glocken hervorbringen, dann wäre es unmöglich, die bikonkaven Scheiben mit ihnen zu erhalten und zu fixieren, weil diese ja dann zu Näpfen aufquellen müssten; in Wirklichkeit gelingt es aber recht gut, Scheiben zur Darstellung zu bringen, wie ich weiter unten näher ausführen werde. Endlich lässt sich noch der zahlenmässige Nachweis führen, dass es sich bei der Napfform der Osmiumdampf-Fixation um keine Quellung handelt. Misst man nämlich den Durchmesser der Napfform im natürlichen Serum und vergleicht ihn mit dem der fixierten, so ergibt sich, dass er hier um etwas geringer ist als dort (6,8 μ gegen 7,0 μ); das gleiche lässt sich aber auch für die Scheiben konstatieren (natürliches Serum: 7,5 μ — Osmiumdampf-Fixation: 7,0 μ). Eher wäre man also berechtigt von einer geringen Schrumpfung statt von Quellung zu reden. Die Osmiumsäure gilt bekanntlich schon lange ganz allgemein als das Reagenz, das die Form der Zellen am getreuesten erhält; Kaiserling und Germer (1893), die eingehende Untersuchungen hierüber vorgenommen haben, kamen zu dem Ergebnis, dass die Lösungen der Osmiumsäure „neben geringfügigen Grössenveränderungen die Formen und Konturen mit grosser Schärfe erhalten"; was für die Lösung gilt, gilt natürlich in noch höherem Masse für die Dämpfe, da hier ja osmotische Einflüsse des Lösungswassers überhaupt nicht inbetracht kommen können.

Aus all dem ergibt sich, dass die Form, die uns die

Osmiumdampf-Fixation liefert, das getreue Augenblicksbild darstellt, wie es gerade das frische Blutpräparat zeigt. Wir haben somit ein Mittel, passagere Formen, die als Veränderungen in dem sich selbst überlassenen Blute auftreten, dauernd festzuhalten und genauer zu studieren. Um solche Bilder zu bekommen, hat man nur nötig, den Tropfen auf einem Objektträger auszubreiten, der nicht vorher den Osmiumdämpfen ausgesetzt war, und das Blut eine entsprechend lange Zeit sich selbst zu überlassen. Will man z. B. ausgeprägte Geldrollen darstellen, so bringt man den Objektträger mit der ausgestrichenen Blutschicht, die dafür aber nicht zu dünn und auch nicht zu dick sein darf, sofort für ca. $^1/_2$ Minute in eine feuchte Kammer und setzt ihn dann rasch den Dämpfen aus. Ein derartiges Präparat gibt Fig. 2 wieder; je nach der Zeit, die bis zur Fixation vergeht, gelingt es auf diese Weise auch reichlich bikonkave Scheiben und Maulbeerformen zu konservieren (in Fig. 2 ist diese letztere Form zu sehen). Beginnende Geldrollenbildung kann man schön in jedem Präparat beobachten, das nach der für die Darstellung der Napfformen empfohlenen Methode angefertigt wurde. Wie Fig. 3 erkennen lässt, legen sich die Näpfe mit besonderer Vorliebe zunächst wie aufeinandergesetzte Teller oder Schüsseln ineinander, wenn auch, wie ich schon früher (1902) am frischen Präparat konstatiert habe, manche Körperchen mit den Napfwölbungen aneinander haften; doch ist der erstgenannte Befund der ungleich häufigere. Ich möchte darauf noch besonders deshalb hinweisen, weil Heidenhain (1904) in seiner Fig. 3 die bikonkaven Scheiben als Ausgangsform für die Geldrollenbildung nimmt, für deren Entstehung er den Kapillardruck verantwortlich macht. Ich habe bereits früher (1905a) gezeigt, dass ich eine Deutung des Geldrollenphänomens in der von Heidenhain gewollten Richtung nicht akzeptieren kann; meine Fig. 3 lehrt zudem, dass die bikonkave Scheibe nicht als Ausgangsform bei der Geldrollenbildung angesprochen werden darf.[1])

[1]) Zusatz während der Korrektur: „In allerletzter Zeit hat Retterer (C. r. Soc. Biol. T. 60, No. 22) die Behauptung aufgestellt, dass die eigentliche Form der Säugererythrocyten eine Kugel wäre, die nur den farbigen Bestandteil, das Hämoglobin, in Napf- oder Scheibenform enthalte, während eine farblose Masse in Wirklichkeit die Form zur Kugel vervollständige. Diese Auffassung lässt sich, ganz abgesehen von anderem, nicht

2. Die Erythrocyten der Tylopoden.

Im Jahre 1838 machte Mandl der französischen Akademie die Mitteilung, dass nach seinen Befunden bei Dromedar und Alpaka die roten Blutkörperchen nicht kreisförmige, sondern elliptische Form wie die der Vögel, Reptilien und Fische hätten. Gulliver (1839) bestätigte zunächst Mandls Angaben auch für Auchenia pacos und A. lama; kurz darauf (1840—41) sagt er, dass die Kamelidenerythrocyten in ihrer Gestalt Ähnlichkeit mit denen niederer Wirbeltiere zeigten, während sie in Grösse und Struktur dem Säugertypus entsprächen; sie seien kleiner als die von Vögeln und Reptilien und besässen keinen Kern. Was die Grössenverhältnisse angeht, so beträgt nach demselben Autor (1842) für Camelus bactrianus die Länge $^1/_{3123}$ engl. Zoll ($= 8{,}0\,\mu$), die Breite $^1/_{5876}$ ($= 4{,}25\,\mu$) und die Dicke $^1/_{15210}$ ($= 1{,}65\,\mu$); für Lama gibt er (1845) an: Länge $^1/_{3361}$ ($= 7{,}45\,\mu$) und Breite $^1/_{6294}$ ($= 4{,}0\,\mu$). Gullivers Schilderung erfuhr nun von Nasse (1842) folgende Darstellung: Kamel, Dromedar und Lama besässen keine runden, sondern längliche Blutkörperchen, sie hätten in der Mitte keine Vertiefung, sondern eine bauchförmige Hervorragung; es fände sich somit hier ein Übergang zu den unteren drei Klassen der Wirbeltiere. Nach Wharton-Jones (1846) sind bei Auchenia pacos die embryonalen Blutkörperchen kreisförmig und gehen später in die ovale Form über; Wasserzusatz verändert die ovale in die runde Form. Ecker (1854) stellt die Kamelblutkörperchen in elliptischer Form, aber nur von der Fläche gesehen, dar; die Länge gibt er auf $8{,}7\,\mu$ an. Milne-Edwards (1857) fand beim erwachsenen Alpaka einige sehr hämoglobinarme kreisförmige Blutkörperchen und sah alle Übergänge zwischen diesen und den elliptischen; doch blieb es fraglich, ob jene nicht alterierte Blutkörperchen sind. Welcker (1864) liefert keine Beschreibung der Form, sondern nur Maße; für Lama gibt er die Länge auf $8\,\mu$, die Breite auf $4\,\mu$ und Dicke auf $1{,}6\,\mu$ an, die Zahl der Blutkörperchen in cmm auf 13 890 000. Laut einer späteren Angabe Gullivers (1875) finden sich bei

---

mit der Tatsache vereinbaren, dass bei der Geldrollenbildung das eine Blutkörperchen mit seiner Konvexität in die Höhlung des andern zu liegen kommt (cf. Fig. 3); das zeigt doch deutlich, dass in der Tat eine Höhlung vorhanden ist und diese nicht etwa, wie Retterer glaubt, durch eine farblose Masse nur vorgetäuscht wird."

Kamel gelegentlich auch halbrunde und kreisförmige Scheiben. Nach Hayem (1889) sind die Blutkörperchen von Camelus bactr. und Auchenia vicunna elliptisch und weniger stark bikonkav als die scheibenförmigen, denen sie sonst völlig gleichen; die Maße sind für Camelus bactr. im Mittel: Länge = 7,6, Breite = 4,5 μ; für Auchenia guanaco: Länge = 7,5, Breite 4,2 μ im Mittel; ihre Zahl in Kubikzentimeter beträgt bei jenem 10 930 000, bei diesem 13 186000. Dagegen betrachtet Howell (1891) die Blutkörperchen als bikonvex, wobei allerdings nicht recht ersichtlich ist, ob dieser Auffassung eigene Untersuchungen zugrunde liegen. Pappenheim (1900) hatte, wie er beiläufig (Anmerkung S. 310) bemerkt, Gelegenheit, Blut eines toten Kamels zu untersuchen; er fand nur bikonvexe ovale Blutkörperchen, die kernhaltigen des Knochenmarks waren durchweg rund und hatten runde Kerne.

In der vorstehenden Literaturübersicht habe ich eine Zusammenstellung aller Angaben über die Blutkörperchen der Tylopoden gegeben, soweit ich solche auffinden konnte und soweit sie auf eigener Untersuchung und nicht nur auf Übernahme der Angaben anderer Autoren zu beruhen scheinen. Darnach ergibt sich, dass die Form der Erythrocyten dieser Tiere von der der übrigen Säuger abweicht, und zwar herrscht Einstimmigkeit darin, dass sie von der Fläche gesehen keinen kreisförmigen, sondern einen elliptischen Umriss haben. Keine Klarheit besteht dagegen darin, welche Gestalt die Kantenansicht darbietet. Die ersten Untersucher haben sich in dieser Beziehung überhaupt nicht bestimmt ausgesprochen, eine Unterlassung, die, wie es scheint, in der Folge zu einer missverständlichen Auffassung geführt hat. Da nämlich Mandl und Gulliver die Tylopodenerythrocyten mit denen niederer Wirbeltiere (Vögel und Amphibien) verglichen, war man geneigt, wie aus Nasses Zitat direkt hervorgeht, anzunehmen, dass diese Ähnlichkeit nicht nur für die Flächen- sondern auch für die Kantenansicht gelte, und bezeichnete dementsprechend die Körperchen als bikonvex. Nur so ist es verständlich, dass Welcker später das Modell eines Lama-Erythrocyten bikonvex darstellen konnte, ohne dass in dem beschreibenden Texte (1872) auf diese Besonderheit hingewiesen wurde. Wie ich früher gezeigt habe (1902), hatte man vielfach in der Zeit, wo diese ersten Untersuchungen vorgenommen wurden, auch noch keine richtige Vorstellung von der eigent-

lichen Form der Säugerblutkörperchen überhaupt, die erst später als bikonkav beschrieben wurden; von da an übertrug man dann auch die gleiche Vorstellung auf die Tylopodenerythrocyten. Hayem ist der einzige der älteren Autoren, der sich in dieser Hinsicht bestimmt äussert, und sie als bikonkav, allerdings weniger stark als die scheibenförmigen, bezeichnet. In der letzten Zeit haben sie nur Howell und Pappenheim direkt als bikonvex beschrieben.

Bei dieser Sachlage schien es mir angezeigt, den Versuch zu machen, durch Nachprüfung die bestehende Unklarheit zu lösen, umsomehr als ich in meiner oben mitgeteilten Methode ein ausgezeichnetes Mittel in der Hand hatte, die Form im Dauerpräparat zu fixieren. Durch das gütige Entgegenkommen der Herren Prof. J. Kollmann, Dr. Fritz Sarasin und Direktor Hagemann in Basel, denen ich für ihre grosse Liebenswürdigkeit zu besonderem Danke verpflichtet bin, war ich in der Lage, die Untersuchung an Tieren des Zoologischen Gartens in Basel und zwar am Camelus bactrianus und Auchenia lama vorzunehmen.

Zunächst konnte ich feststellen, dass weder in der Form noch in der Grösse wesentliche Unterschiede zwischen den Blutkörperchen von Kamel und Lama zu erkennen sind. Wie Fig. 4, die eine Präparatstelle des Lamablutes wiedergibt, zeigt, sind die Erythrocyten tatsächlich elliptische Gebilde. Von der Fläche gesehen und bei seitlicher Beleuchtung betrachtet, erkennt man, dass die Mitte eine seichte Depression aufweist, gegen die der Rand schärfer hervortritt (linke Hälfte der Fig. 4); bei direkt durchfallendem Licht wird die mittlere Aushöhlung weniger deutlich sichtbar (rechte Hälfte). Die Beurteilung der Gestalt von der Kante gesehen wird dadurch erschwert, dass die Körperchen sich fast durchaus in der Flächenansicht einstellen: Kantenansichten sind recht selten, immerhin kommen sie an dicken Präparatstellen gelegentlich zur Beobachtung. Aus Fig. 4 geht nun hervor, dass die Erythrocyten auf der einen Seite ausgehöhlt und auf der anderen Seite vorgewölbt sind, sie sind also konvex-konkav und gleichen hierin den Körperchen der übrigen Säuger; doch unterscheiden sie sich von diesen durch den ausserordentlich geringen Grad der Auswölbung (cf. Fig. 4 mit Fig. 1 und Hayems oben zitierte Angabe) und durch ihren

bedeutend geringeren Dickendurchmesser. Sie machen demnach nicht den Eindruck von Glocken oder Näpfen, sondern von dünnen, leicht gebogenen elliptischen Plättchen. Diese Form erklärt auch, warum Kantenansichten so selten sind; die Körperchen fallen gewissermaßen auf die Fläche etwa wie Geldstücke, die man auf einen Tisch ausschüttet. So wird auch verständlich, dass die Neigung zur Geldrollenbildung eine geringere ist und die sich aneinanderlegenden Körperchen, wie Fig. 5 lehrt, ein ganz anderes Bild geben, als man es sonst gewöhnt ist; die Reihen stellen sich in Flächenansichten und nicht in Kantenansichten dar (cf. Fig. 5 mit Fig. 2) und die Aufeinanderlagerung wird meist keine so vollständige. Wo dies aber doch der Fall ist — in Fig. 4 sind zwei derartige Körperchen abgebildet — schiebt sich die Konvexität des einen in die Konkavität des anderen.

Aus dieser Darlegung geht also hervor, dass die Tylopodenerythrocyten einen elliptischen Umriss besitzen, aber ebensowenig bikonkav wie bikonvex sind, sondern schwach, doch sehr deutlich konvex-konkav.

Was die Grösse angeht, so stimmen meine Resultate für den Längen- und Breitendurchmesser im Ganzen mit denen von Gulliver, Welcker und Hayem überein. Ich habe für Kamel und Lama die Länge auf 8 μ und die Breite auf 4 μ im Mittel bestimmt. Dagegen schätze ich den Dickendurchmesser geringer als diese Autoren. Seine genaue Bestimmung wird, wie Fig. 4 verständlich machen dürfte, dadurch erschwert, dass man von der Kante her überhaupt nicht exakt die eigentliche Dicke messen kann; da die Körperchen nur wenig konkav-konvex sind, so ist man geneigt, die ganze sich darstellende Höhenausdehnung als Dicke zu nehmen, während korrekterweise die Tiefe der einseitigen Depression in Abzug zu bringen ist. Berücksichtigt man das, so lässt sich die Dicke auf etwa 1 μ bestimmen. Die geringere Dicke gegenüber den Blutkörperchen der anderen Säuger erklärt wohl auch den schwächeren Hämoglobingehalt der Tylopodenblutkörperchen, der sich durch einen deutlich blässeren gelb-grünen Farbenton verrät, wie wir ihn sonst bei Säugern beobachten können. Nach einer alten Erfahrung steht damit die Tatsache im Einklang, dass das Blut der Tylopoden ausserordentlich viel reicher an farbigen Elementen ist als das

von Tieren mit grösseren und hämoglobinreicheren Blutkörperchen; ich habe zwar keine Zählungen vorgenommen, aber man kann diese Beobachtung auch ohne exakte Zählung an jedem Blutpräparat machen; die oben mitgeteilten Zahlen Hayems und Welckers bringen diesen Reichtum deutlich zum Ausdruck.

3. Kernreste.

Gelegentlich der Untersuchung leukämischen Blutes war mir aufgefallen, dass sich in den polychromatophilen Erythrocyten, d. h. in solchen, die eine stärkere Vorliebe für die basische Komponente der benutzten Farbgemische zeigen, fast konstant ein Gebilde fand, das beim ersten Anblick durchaus den Eindruck eines Zentralkörperchens mit Diplosomencharakter machte. Ich gebe in Fig. 6 eine Gruppe von Blutkörperchen aus einem derartigen Präparate wieder, wobei ich bemerken möchte, dass dieses Präparat nach der oben erwähnten Methode zur Darstellung der Leukocyten angefertigt ist, bei der die farbigen Elemente leicht plattgedrückt werden und dadurch ihre Form verlieren; zur Färbung dient die Giemsasche Farblösung, die bei dieser Methode die polychromatophilen Elemente dunkelblaugrün und die normalen Blutkörperchen hellgrün tingiert. Wie die drei nebeneinanderliegenden, in der Zeichnung etwas dunkler gehaltenen Blutkörperchen erkennen lassen, besteht jenes Gebilde aus einem helleren, mehr ovalen Hof, in dem zwei kleine, meist ungleich grosse Körnchen liegen, die sich dunkelblau färben. Die weitere Untersuchung ergab, dass sich das fragliche Gebilde nicht nur in den polychromatophilen, sondern auch in den normal orthochromatisch gefärbten Erythrocyten, allerdings nicht in allen, aber immerhin reichlich genug, fand. Die Fig. 6 zeigt drei solcher Körperchen; der helle Hof wird hier meist vermisst.

Anfänglich glaubte ich, es mit einem pathologischen Befunde zu tun zu haben, und war daher nicht wenig überrascht, als ich die Anwesenheit solcher granulierter Körperchen auch im völlig gesunden Blut des erwachsenen Menschen feststellen konnte. Macht man ein Blutpräparat nach der Methode der Osmiumdampf-Fixation und färbt mindestens eine Stunde lang oder länger mit der Giemsaschen Lösung (auf 1 ccm destillierten Wassers ein Tropfen der Farbe), so nehmen die Blutkörperchen einen sehr hellen gelblichgrünen Ton an; in sehr vielen, gelegentlich

in den meisten von ihnen fällt ein dunkelviolettes, scharf konturiertes feinstes Körnchen auf, das sich stets in der äussersten Peripherie des Körperchens findet, wie man ohne weiteres konstatieren kann, da die Erythrocyten ihre normale Napfform bewahren. Fig. 7 gibt eine Gruppe von Blutkörperchen mit solchen Körnchen wieder. Die Körnchen sind nur mit Immersionssystem und starken Okularen (8 oder 12) gut zu erkennen.

Was ihr allgemeiner Habitus angeht, so erscheinen sie entweder als Doppelkorn, ab und zu auch von einem helleren Hof umgeben (Fig. 7a, Fig. 8a), oder sie sind strichförmig oder es ist nur ein einfaches Körnchen vorhanden. Gelegentlich findet man noch seitlich von dem Doppelkorn ein weiteres Körnchen (Fig. 7a).. Die Grösse ist schwer genau zu bestimmen, ich berechne die Ausdehnung eines Körnchens auf etwa 0,2 μ.

Die Lage ist eine vollkommen periphere, sie finden sich meist hart am Rande, so dass man hie und da den Eindruck hat, das Blutkörperchen sei an dieser Stelle etwas vorgebuchtet. Doch ist ihr Vorkommen nicht etwa auf eine bestimmte Stelle des Napfes beschränkt, sie zeigen sich bald im Napfrand, bald an den konvexen Partien; nie dagegen sah ich die Körnchen, vorausgesetzt dass die Blutkörperchen ihre normale Form bewahrt hatten und nicht plattgedrückt waren, in der Napfhöhlung.

Inbetreff der Anzahl der in einem Blutkörperchen vorkommenden Gebilde ist bemerkenswert, dass sich fast ausschliesslich nur ein einziges solcher Körnchen oder Doppelkörnchen findet; selten habe ich mehrere in dem gleichen Erythrocyten gesehen, ich gebe in Fig. 8b ein derartiges Blutkörperchen wieder.

Soweit der Befund. Selbstverständlich ist nun zunächst die Frage zu beantworten, handelt es sich bei dem beschriebenen Gebilde um eine vorgebildete Strukturbesonderheit, oder nicht einfach um eine Ausfällung, einen Farbstoffniederschlag oder eine zufällige Auflagerung? Obwohl ich glaube, dass schon all das, was ich mitgeteilt habe und was meine Abbildungen zeigen, gegen die Artefactnatur spricht, möchte ich doch näher auf diese Frage eingehen. Zunächst habe ich allerdings hervorzuheben, dass es mir nicht geglückt ist, an frischen oder einfach fixierten und ungefärbten Körperchen das Gebilde zu sehen; doch darf dem bei der ausserordentlichen Kleinheit des Objektes keine Bedeutung beigelegt werden; wir wissen zudem, dass es anerkannte

Strukturen gibt, die nur bei Färbung deutlich werden. Dass es sich um keine Ausfällung handelt, die bei roten Blutkörperchen leicht vorkommt, folgt aus der Behandlung der Blutkörperchen, die in der denkbar schonendsten Weise fixiert wurden, da sie nur mit den Osmiumdämpfen in Berührung kamen. Die Deutung als Farbstoffniederschläge ist deswegen unmöglich, weil sich fast ausschliesslich nur ein derartiges Gebilde in einem Blutkörperchen findet und weil bei der angegebenen Fixierung und Färbung Niederschläge im Präparate überhaupt nicht vorkommen. Eine Auflagerung im Plasma befindlicher Gebilde kann das Körnchen nicht sein, da es deutlich innerhalb der Blutkörperchen liegt, oft dazu von einem hellen Hofe umgeben und meist als Doppelkörnchen auftritt. Gegen die Artefactnatur spricht ausserdem der Umstand, dass sich die Herkunft der Gebilde nachweisen lässt, wovon später.

Es fragt sich nun, handelt es sich bei dem Gebilde um etwas Neues, bisher Unbekanntes, oder ist in der Literatur schon ähnliches beschrieben worden? Man ist geneigt, zunächst an die sogenannten basophilen Körnchen, die punktierten Erythrocyten Jollys und die endoglobulären Körperchen Schmauchs zu denken. Vorerst sei bemerkt, dass es damit wenigstens unmittelbar nichts zu tun hat. Wohl aber sind gerade in diesem Jahre von zwei Seiten und völlig unabhängig von einander Dinge beschrieben worden, die mit den von mir gesehenen Körnchen identisch sein dürften. Grawitz und Grüneberg (1906) haben bei den Untersuchungen mit ultraviolettem Licht Gebilde in den Erythrocyten gesehen, die sie allerdings für Auflagerungen halten; sie sagen darüber (S. 6): „Gelegentliche punktförmige dunklere Flecke auf den Zellen sind unzweifelhaft als Auflagerungen anzusprechen, da sie in ganz gleicher Weise auch im umgebenden Medium des Plasmas frei angetroffen wurden und da an einzelnen Stellen deutlich ihr Anhaften an der Peripherie zu sehen ist.“ In Fig. 2 geben sie eine Abbildung. v. Schrötter (1906), der mit der gleichen Methode allerdings nicht am frischen Objekt, sondern am ungefärbten Trockenpräparat arbeitete, hat offenbar ähnliches gesehen. In den Erythrocyten verschiedener Provenienz komme vereinzelt je ein kleines, dunkles, kreisrundes Gebilde zur Darstellung, das entweder scharf konturiert oder von einer schmalen hellen Zone

umgeben sei; dasselbe wäre stets exzentrisch gelagert; es handle sich dabei immer nur um einen rundlichen Körper von gleicher Grösse und Lagerung. Den Durchmesser des Gebildes gibt der Autor auf $^{1}/_{15}$ der Blutscheibe an, das wären also 0,5 μ. Die Beobachtungen Schrötters stimmen nun fast genau mit meinen überein, nur die Grössenangaben differieren; der Grund hierfür dürfte wohl darin liegen, dass dieser Autor, der mit der gewöhnlichen Trockenmethode arbeitete, mehr oder weniger plattgedrückte Blutkörperchen vor sich hatte; meine Erfahrungen zeigen nämlich, dass in solchen Erythrocyten tatsächlich das Gebilde mehr Raum einnimmt, wie ein Vergleich meiner beiden Figuren 6 und 7 ergibt. Dass Schrötter den so auffälligen häufigen Doppelcharakter anscheinend nicht gesehen hat, liegt vielleicht daran, dass im ultravioletten Licht die beiden Körnchen als ein Korn imponieren, das dann natürlich auch wieder einen grösseren Durchmesser aufweisen müsste. Grawitz und Grüneberg liessen sich bei der Beurteilung des von ihnen Gesehenen durch die periphere Lagerung und das Vorkommen gleicher Gebilde im Plasma leiten; aber es fragt sich, ob die nur photographischen Darstellungen, die man bei der Methode des ultravioletten Lichts erhält, geeignet sind, um mit Sicherheit eine so subtile Unterscheidung zwischen blosser Auflagerung und peripherer Einlagerung treffen zu können. Meine Befunde sprechen mit Bestimmtheit für die intraglobuläre Lage der Körnchen. Auf das Vorkommen ähnlicher Gebilde im Plasma werde ich noch einzugehen haben.

Die Frage nach dem Wesen und der Herkunft der Körnchen glaube ich gleichfalls befriedigend beantworten zu können. In neuester Zeit hat Jolly (1905 b) in dem Blut neugeborener Tiere rote Blutkörperchen beschrieben, deren Zentrum ein färbbares Korn wechselnden Volumens aufweist, das sehr oft den sechsten, achten oder zehnten Teil des Durchmessers des Blutkörperchens erreicht. Dieses Korn ist einzeln vorhanden, von kugeliger Form, scheint von homogener Struktur zu sein und färbt sich leicht mit Kernfarbstoffen. Mit den sogenannten Nucleoiden oder den basophilen Granulationen hat das Gebilde nichts zu tun. Auch bei der erwachsenen Ratte treten solche punktierten Blutkörperchen nach ausgedehntem Aderlass auf (Jolly et Stini 1905). Jolly hält das Korn für einen Kern-

rest; ohne sich mit absoluter Bestimmtheit zu äussern, diskutiert er die Wahrscheinlichkeit, dass der grössere Teil des pyknotisch gewordenen Kernes auf ein- oder zweimal ausgestossen wird, während der kleinere Teil, eben jenes Korn, zurückbleibt. Was aus diesem Korn schliesslich wird, das vermag Jolly nicht zu sagen.

Die gleichen Beobachtungen, die Jolly mitteilt, sind nun schon früher von Howell (1890) gemacht worden. Bei Katzen, denen stark zur Ader gelassen worden war, enthielten die meisten Blutkörperchen 24 Stunden später ein einzelnes Stück Kernsubstanz, grösser als eine gewöhnliche Granulation und von der Form eines grossen Kernkörperchens; mit Methylgrün war es färbbar; es lag peripher. Normale Katzen zeigten nichts davon. Howell deutet das Gebilde als ein Stück Kernrest, das noch eine Zeit nach der Ausstossung des übrigen Stückes zurückbleibt.

Späterhin hat Schmauch (1899) gleichfalls bei Katzen, „endoglobuläre“ Gebilde beschrieben, die von ihm auch als Kernreste gedeutet werden. Er will sie bei normalen Tieren jeden Alters gesehen haben. Ihre Grösse und Form unterliegt grossen Schwankungen, sie werden als grünliche dunkle Körper bezeichnet, die eine deutliche Eigenbewegung und zwar eine äusserst lebhafte rotierende und eine viel langsamere Ortsbewegung innerhalb des Blutkörperchens erkennen lassen; besonders deutlich treten sie nach Färbung mit Methylviolett und vornehmlich auch in den Blutkörperchenschatten hervor; sie liegen häufig in der Nähe des Randes, oft aber auch ganz zentral. Über ähnliche Befunde berichtet auch Bloch (1901).

Ich selbst habe in dem II. Teil meines Referates über die roten Blutkörperchen (1905 b) Beobachtungen mitgeteilt (S. 426 und 439 u. f.), die ich an Schnittpräparaten von Knochenmark und embryonaler Leber machen konnte. Ich fand in zahlreichen roten Blutkörperchen noch ein einzelnes kleines Chromatinkorn, über dessen schliessliches Schicksal ich nichts auszusagen vermochte; jedenfalls war es in den fertigen Erythrocyten des strömenden Blutes nicht mehr nachweisbar.

Um mir womöglich am gleichen Objekt ein Urteil über die Befunde Schmauchs bilden zu können, habe ich das Blut neugeborener und einige Tage alter Kätzchen zunächst nach meiner Methode der Osmiumdampf-Fixation untersucht und fand dabei

Folgendes: In vielen roten Blutkörperchen lässt sich ein in der Grösse wechselndes, stets aber rundes bezw. kugeliges und meist in der Einzahl vorhandenes Korn nachweisen (Fig. 9), das sich mit Kernfarbstoffen intensiv färbt, besonders schön dunkelviolett bei Anwendung der Giemsaschen Lösung in der oben angegebenen Zeit. Dieses Korn ist meist homogen und gleichmäßig gefärbt, gelegentlich ist das Zentrum etwas heller, wie auch schon Jolly hervorgehoben hat. Ich gehe also mit diesem Autor bis hierher völlig einig; dagegen habe ich, was die Lage des Kornes angeht, eine andere Ansicht gewonnen. Nach Jolly liegt das Korn im Zentrum des Körperchens und in der Tat kann es auch da anscheinend gefunden werden; ich gebe in Fig. 10a ein solches Körperchen wieder; wie ich aber gleich hinzufügen möchte und wie auch aus der Abbildung hervorgeht, handelt es sich hierbei um ein Blutkörperchen, das ziemlich plattgedrückt ist. In allen den Erythrocyten nun, die ihre natürliche zentrale Depression bei dem Fixationsverfahren bewahrt haben, nimmt aber das Korn eine exquisit exzentrische Lage ein, die bei dem Verfahren der Osmiumdampf-Fixation, das viel schonender ist als das einfache Antrocknen und nachherige Fixieren durch Erhitzen, kein artifizielles sein kann. Stellen sich die betreffenden Blutkörperchen so ein, dass die Napföffnung genau nach oben sieht, so liegt das Korn stets an der höchsten Stelle des Randes (Fig. 9a, b, c, d, g); präsentieren sich die Körperchen mehr in der Profilansicht (Fig. 9 e, f), so erscheinen sie von dieser Stelle weggerückt und zwar mehr nach der konvexen Seite hin. Man hat danach durchaus den Eindruck, dass das Korn keine festfixierte Lage hat, sondern sich im Blutkörperchen-Innern frei bewegen kann und sich dabei stets in der jeweils höchsten d. h. obersten Stelle des Körperchens, gleichgültig welche Lage dieses gerade einnimmt, einstellt. Das ist auch der Grund, warum es bei der wohlerhaltenen Napfform nicht im Zentrum der Depression, d. i. der tiefsten Stelle der gerade nach oben gekehrten Blutkörperchenfläche, gefunden wird. Damit stimmt die Beobachtung, die ich wiederholt machen konnte, dass bei solchen Erythrocyten, die gerade die Napföffnung nach unten kehren und die Wölbung nach oben, was bei Anwendung der Mikrometerschraube leicht zu konstatieren ist, das Korn an der höchsten bezw. obersten Stelle der Kugel (Fig. 9 h) sichtbar ist und dadurch den Anschein

erweckt, als läge es im Zentrum. All das lässt sich nur an solchen Blutkörperchen feststellen, die nicht nach der gewöhnlichen Trockenmethode gewonnen sind, da dieses Verfahren nur mehr oder weniger plattgepresste, in ihrer natürlichen Form alterierte Elemente bietet (Fig. 10). Meine Beobachtungen am frischen Objekt bestätigten diese Vorstellung von der Lage des Korns; das Gebilde, das als dunklerer Fleck erscheint, liegt durchaus peripher und an der jeweils höchsten Stelle; auch glaubte ich mich von der langsamen Ortsveränderung, wie sie Schmauch angibt, überzeugen zu können, jedoch nur bei gleichzeitiger Lageveränderung des Blutkörperchens. Ich komme also hinsichtlich der Lage zu demselben Resultate wie Howell, mit dessen Fig. 4 auf Taf. IV meine Abbildungen sehr schön übereinstimmen.

Alle diese Feststellungen weisen auf die Kernnatur des Gebildes hin; dazu passt, dass man in Schnittpräparaten, wie embryonaler Leber und Knochenmark, solche einfach punktierte Blutkörperchen mit allen Übergängen zu zweifellos kernhaltigen antrifft; damit stimmt ferner überein, dass man, wenn auch seltener, im strömenden Blut junger Kätzchen deutlich kernhaltige Elemente mit fragmentierten Kernen findet (Fig. 9 i).

Wie entsteht nun dieses Chromatinkorn und was wird aus ihm? In meinem bereits zitierten Referate habe ich nachgewiesen, dass nach den übereinstimmenden Befunden zahlreicher Untersucher und nach meinen eigenen Ergebnissen der Kern der Erythroblasten einer fortschreitenden Fragmentierung bei gleichzeitiger Homogenisierung seiner Struktur unterworfen ist, wobei möglicherweise auch direkte Teilungen der Blutkörperchen stattfinden. Während die grösseren Fragmentstücke ausgestossen werden, bleiben kleinere Absprossungen und zwar meist ein einziges Chromatinkorn in den Blutkörperchen zurück, das dann unter den von Howell, Schmauch und Jolly beschriebenen Bildern erscheint. Ich habe in Fig. 11 eine Auswahl von roten Blutkörperchen wiedergegeben, die aus der Leber eines ca. $3^1/_2$ Monate alten menschlichen Embryos stammen; der lebend ausgestossene Embryo gelangte zur Untersuchung, als er gerade aufgehört hatte, Lebenszeichen zu geben; das Leberblut wurde auf dem Objektträger ausgestrichen und mit Osmiumdämpfen fixiert; gefärbt habe ich mit Unnaschem Hämatein und Eosin.

Bei einem derartigen Ausstreichen lässt sich ein sofortiges Festhaften und Plattdrücken der Blutkörperchen oft nicht vermeiden; daher kommt es, dass die in der Fig. 11 wiedergegebenen Elemente ihre natürliche Form eingebüsst haben — für die uns hier beschäftigende Frage ein nebensächlicher Umstand. In a sieht man wie ein kleiner Spross vom Kern sich eben abschnürt, in b ist derselbe selbständig geworden und seine Struktur verwischter, in c zeigt er eine Aufhellung seines Zentrums; d gibt einen „punktierten" Erythrocyten wieder mit noch dichtem Chromatinkorn, in e und auch f erscheint das Korn heller und homogener. Darauf aufmerksam machen möchte ich, dass das Hämatoxylin das Korn lange nicht so intensiv färbt, wie die Giemsasche Lösung. In den drei zuletzt bezeichneten Blutkörperchen ist das grosse Kernfragment bereits ausgestossen.[1] Ich glaube also, dass ein Vergleich des morphologischen Bildes zwischen den „punktierten" Erythrocyten und den typischen kernhaltigen zusammen mit der Tatsache, dass jenes Korn sich leicht mit jedem Kernfarbstoff tingieren lässt, für seine sichere Kernnatur spricht; dazu kommt die exzentrische Lagerung, die schon längst von vielen Autoren als ein Charakteristikum homogenisierter Kerne erkannt wurde (cf. mein Referat 1905).

Das Schicksal des Chromatinkorns kann gleichfalls aus dem Blute der embryonalen Leber erkannt werden. Die Fragmentierung erstreckt sich auch auf dieses Korn; Fig. 11 g zeigt es hantelförmig eingeschnürt, bei h und i ist die Zerschnürung durchgeführt und von da zu k, l, m ist der Übergang ohne weiteres gegeben. Diese letzteren Körnchen stimmen nun aber wieder morphologisch und färberisch mit denen überein, die ich in den Blutkörperchen des erwachsenen Menschen sowohl im gesunden (Fig. 7 u. 8) wie im leukämisch veränderten Blut (Fig. 6) gefunden habe. Danach unterliegt also das Chromatinkorn der „punktierten" Erythrocyten einer fortschreitenden Zerschnürung bis zuletzt nur ein feinstes Körnchen oder Doppelkörnchen übrig bleibt. In diesem Stadium gelangen die Erythrocyten in das strömende Blut, wo sich bei sehr vielen dieser letzte winzige

[1]) Da es mir in dieser Abhandlung nicht darum zu tun ist, bildliche Belege für die fortschreitende Fragmentierung und Ausstossung des Kerns zu geben, habe ich mich mit diesen Figuren beschränkt; bei anderer Gelegenheit werde ich das aber nachholen.

Rest noch eine Zeitlang erhält, bis er schliesslich gleichfalls schwindet.

Es bleiben nun noch eine Reihe von Besonderheiten zu besprechen. In Fig. 11 erkennt man in f und i nicht ein Chromatinkorn, bezw. Doppelkorn, sondern noch mehrere feinste Kernpünktchen. Das erinnert an Fig. 8b und das oben gesagte, wonach auch in den Blutkörperchen des strömenden Blutes des Erwachsenen, wenn auch selten, mehrere solcher feinster Körnchen vorkommen. Wie sie zu erklären sind, erhellt aus dem Fragmentierungsmodus des Kernes; oft findet sich nämlich nicht nur ein kleiner Spross, sondern manchmal auch zwei und noch sehr viel seltener mehr Sprosse, die dann ihrerseits jeder für sich nach Ausstossung des grossen Kernstückes der weiteren Zerkleinerung verfallen. In Fig. 9 habe ich in k vom Kätzchen ein Blutkörperchen wiedergegeben, in dem zwei getrennte kleine Chromatinkörner liegen, die wohl aus einer solchen Zerschnürung eines grossen (wie in a, f oder g) hervorgegangen sein dürften. Aufmerksam machen möchte ich noch auf Fig. 11n; hier hat es den Anschein, als wenn das fragliche Doppelkorn ein Zentralkörperchen, bezw. Diplosom, wäre; allein ich glaube, dass diese Deutung nicht zutreffend ist, weil das Doppelkorn mit Hämatein gefärbt ist und in den Leukocyten des gleichen Präparates keine Zentralkörperchen dargestellt sind, es dürfte hier die Zerschnürung bereits bei noch erhaltenem übrigen Kern erfolgt sein.

Aus den mitgeteilten Befunden folgt also, dass das in sehr vielen roten Blutkörperchen des Menschen nachweisbare Körnchen der letzte Rest des Zellkernes darstellt. Dieser Kern unterliegt nämlich einer fortschreitenden Fragmentierung und wird dadurch kleiner, die Kernfragmente werden ausgestossen. Wenn die Blutkörperchen aus dem Knochenmark in die Zirkulation gelangen, ist dieser Prozess bereits zum Abschluss gelangt; nur die allerletzten und kleinsten Fragmentstücke lassen sich noch als winzige Chromatinkörnchen (meist nur eins oder zwei in jedem Blutkörperchen) nachweisen. Ich bezeichne diese Gebilde von jetzt an als Chromatinstäubchen.

Es wird vielleicht nun mancher Leser, der in der Literatur weniger bewandert ist, auf den Gedanken kommen, dass ich hier gar nichts neues beschrieben habe, da ja Kernreste, Innenkörper oder Nukleoide, alles also Gebilde, die auf den Kern

zurückzuführen seien, schon längst von den verschiedensten Autoren in den zirkulierenden Blutkörperchen nachgewiesen wären. Aus meiner Schilderung geht aber hervor, dass das Chromatinstäubchen mit diesen Bildungen keineswegs identisch ist: die Nukleoide oder Innenkörper werden von den Forschern, die an ihr Vorhandensein glauben, als zentrale, verhältnismässig grosse Gebilde beschrieben, die die Hälfte oder ein Drittel der Erythrocyten ausfüllen und nur bei besonderer Behandlung oder Färbung zur Darstellung gebracht werden können. Ich habe schon in meiner ersten Publikation über die roten Blutkörperchen (1901) und dann im ersten Teil meines Referates (1904) nachgewiesen, dass es sich bei diesen Nukleoiden um Missdeutungen handelt, die das optische und färberische Verhalten der zentralen Depression betreffen. Die Kernreste, die z. B. Petrone beschreibt, sind dagegen Ausfällungen des Hämoglobins und mit den alten sogenannten Robertsschen Körperchen vergleichbar; hierher gehört auch sicher ein Teil der von Schmauch beschriebenen endoglobulären Körperchen. Von allen diesen Dingen unterscheiden sich die Chromatinstäubchen erstens durch ihre ausserordentliche Kleinheit, zweitens durch ihre ausgesprochen exzentrische Lagerung, drittens durch ihre leichte Darstellbarkeit am einfachen dampffixierten Präparat mit Hilfe der üblichen Kernfarbstoffe, besonders der Giemsaschen Lösung, und viertens endlich durch ihren Nachweis mit Hilfe des ultravioletten Lichtverfahrens, das gerade, wie besonders Grawitz und Grüneberg betonen, das Fehlen eines Innenkörpers oder Nukleoides bestätigt hat.

Der Nachweis der Chromatinstäubchen in den Erythrocyten des zirkulierenden Blutes und die Möglichkeit ihrer Ableitung aus kleinen punktförmigen Kernresten („punktierte Erythrocyten" Jollys), die sich noch als letztes Residuum der kernhaltigen Elemente im Blut neugeborener Tiere finden, spricht aber auch zugunsten der Ausstossungstheorie des Kernes und gegen die Auflösung desselben im Innern. Ich habe in meinem schon öfters zitierten Referate auseinandergesetzt, dass alle die Autoren, welche sich zu der letzteren Ansicht bekennen, zuletzt noch ein grosses Kernstück nachweisen konnten, das dann seine Farbenaffinität verliere und so nicht mehr darstellbar sei; daraus wurde dann auf die Auflösung geschlossen. Demgegenüber habe ich betont, dass man an gut fixierten Präparaten stets eine fort-

dauernde Fragmentation des Kernes mit gleichzeitiger Homogenisierung des Inhaltes feststellen könne; während die grösseren Fragmente der Reihe nach die Zelle verlassen, bleibt zuletzt noch ein kleines Bruchstück übrig, dessen Endschicksal ich damals aber nicht bestimmen konnte; ich liess es daher in suspenso, ob es gleichfalls schliesslich das Blutkörperchen verlässt, oder der Auflösung anheimfällt. Die vorliegende Mitteilung bringt nun auch darüber Klarheit: die durchaus exzentrische Lagerung weist schon auf die Tendenz zum Austritt hin; vor allem unterliegt es aber noch einer weiteren Fragmentierung bis zu dem Stadium der Chromatinstäubchen, die gleichfalls stets in der äussersten Peripherie sich finden. Ich glaube nun, dass auch diese Stäubchen die Zelle verlassen; zunächst trifft man sie schon in sehr vielen Blutkörperchen überhaupt nicht mehr, dann aber sieht man ganz ähnliche Gebilde frei im Plasma. Untersucht man ein eben angefertigtes frisches Blutpräparat, so fallen feinste Körperchen auf, die bald zahlreicher, bald nur spärlich vorhanden sind; diese Körnchen unterscheiden sich von den Blutplättchen erstens durch ihre Kleinheit, zweitens dadurch, dass sie im Plasma liegen bleiben und nicht am Glase festhaften, und drittens durch ihre lebhafte Molekularbewegung. Es sind das dieselben Elemente, die H. F. Müller (1896) als Hämokonien bezeichnet hat. Mir scheint es nun, als wenn ein grosser Teil dieser Blutstäubchen mit den ausgestossenen Chromatinstäubchen zu identifizieren wäre, und zwar deswegen, weil nicht nur die Grössenverhältnisse die gleichen sind, sondern weil auch in den mit Osmiumdampf fixierten und mit Giemsascher Lösung gefärbten Präparaten diese Hämokonien in dem gleichen roten Farbenton darstellbar sind, und weil jene Stäubchen, wie H. F. Müller zeigte, gegen Essigsäure sich resistent erweisen. Vielleicht liesse sich in diesem Sinne auch die Beobachtung von Grawitz und Grüneberg (l. c.) verwerten, die bei ultraviolettem Lichtverfahren feinste dunkle Körnchen im Plasma fanden, was diese Autoren gerade veranlasste, die peripheren Körnchen in den Blutkörperchen für Auflagerungen solcher Plasmabestandteile zu halten: die Tatsache, dass diese Plasmakörnchen für ultraviolettes Licht undurchlässig sind, spräche ohnedies zugunsten ihrer Chromatinnatur. Ob alle Hämokonien auf die Chromatinstäubchen zurückführbar sind, ist schwer zu sagen; auch ist bei der Fein-

heit der in Betracht kommenden Gebilde leider eine exakte Prüfung des mikro-chemischen Verhaltens schwer möglich, so dass ich mich auf das Gesagte beschränken muss.

Es wäre nun noch auf einen Punkt zurückzukommen. Ich habe gezeigt, dass Kernbestandteile noch bis zur letztmöglichen Fragmentierung in feinste Stäubchen als morphologisch und tinktoriell wohlumschriebene Gebilde in den Erythrocyten nachweisbar bleiben. Das berechtigt aber auch zu dem Schlusse, dass andere Bildungen von fraglicher Natur, die in den gleichen Zellen vielfach beschrieben werden, nicht aus dem Kern ableitbar sind und vor allem nicht aus den chromatischen Elementen desselben. Ich habe dabei zunächst die sogenannten Nukleoide und Innenkörper im Auge; diese Gebilde treten nur bei besonderer Vorbehandlung oder Farbenkombination hervor, und der Nachweis, dass sie wirklich dem aufgelösten Kern entstammen, wurde bisher nicht auf vergleichend-morphologische Weise geführt, sondern ihre Zusammengehörigkeit nur aus den Farbenbildern erschlossen. In meinem Referate habe ich auseinandergesetzt, dass dieses Verfahren sehr trügerisch ist; hier zeigt sich nun, dass die wirklichen, in den Zellen des strömenden Blutes noch eine Zeitlang verbleibenden Kernfragmente sowohl ihrer Lage wie ihrem morphologischen und färberischen Charakter nach etwas durchaus anderes sind als die bisher als solche Kernreste gedeuteten und Nukleoide oder Innenkörper genannten Bilder. Dass ausser den Chromatinstäubchen keine Kernreste (ebensowenig wie sonst eine Struktur) in den Erythrocyten vorhanden sind, haben zudem die Untersuchungen von Grawitz und Grüneberg (l. c.) und v. Schrötters (l. c.) bestätigt. Da also in den zirkulierenden roten Blutkörperchen derartige Gebilde fehlen, können natürlich auch die Blutplättchen nicht solche ausgeschlüpfte Nukleoide sein; wie ich in einem augenblicklich im Drucke befindlichen Aufsatze (1906 b) eingehend ausführte, bekenne auch ich mich zu der Ansicht, dass die Blutplättchen Abkömmlinge der Erythrocyten sind, aber die Ableitung ist auf einem anderen Wege, den ich gleichfalls dort gezeigt habe, zu suchen. Die als Kerne der Plättchen angesprochene Masse findet sich nämlich durchaus nicht in den gewöhnlichen Blutkörperchen vorgebildet, sondern entsteht offenbar erst während der Metamorphose, die das Blutkörperchen oder seine Teile bei der Plättchenwerdung erleidet,

und ist überhaupt nicht als intakter oder umgewandelter Kern aufzufassen. Dass die Chromatinstäubchen nicht etwa zu Blutplättchen werden können, oder dass wenigstens der körnige Innenkörper der Plättchen nicht diesen Stäubchen entsprechen kann, folgt ohne weiteres aus den Grössendifferenzen; die Chromatinstäubchen sind um ein vielfaches kleiner als die Körnchenmasse auch der kleinsten Plättchen; ein einzelnes Granulum dieser Masse kommt schon an Grösse einem Chromatinstäubchen gleich.

So zeigt sich, dass die Feststellung dieser Gebilde in den Erythrocyten des zirkulierenden Blutes auch neues Material für die Beurteilung der Nukleoide und Blutplättchenfrage zu liefern imstande ist.

IV. Basophile Körnelung.

Zu denjenigen Gebilden, deren Natur noch eine lebhaft umstrittene Frage ist, gehören eigentümliche Körnchen, die unter pathologischen Verhältnissen in den Erythrocyten des menschlichen Blutes auftreten, aber auch experimentell, besonders nach Einwirkung gewisser Gifte, in den Blutkörperchen der meisten Säugetiere zu erzeugen sind. Diese Körnchen sind in Bluttrockenpräparaten nachweisbar und lassen sich mit basischen Farbstoffen (Hämatoxylin, Methylenblau) färben; sie erscheinen unter dem Bilde feinster Stäubchen und erfüllen den Zelleib in grösserer oder geringerer Menge.

Die Kontroverse betrifft hauptsächlich die Herkunft der Körnchen; während die einen sie für Degenerationsprodukte des kernlosen Erythrocytenleibes halten, sehen andere in ihnen die letzten Reste des Kernes. Für die Kliniker ist diese Frage von einiger Bedeutung geworden und zwar deswegen, weil das Auftreten der Körnchen in prognostischer Hinsicht Verwertung fand, die je nach der Beurteilung ihrer Genese verschieden ausfiel.

Wenn ich mich nun im Folgenden mit dieser Körnelung der Erythrocyten beschäftige, so geschieht das ausschliesslich vom morphologischen Standpunkte aus. Ob sie als Plasmadegeneration oder als Kernresiduum aufzufassen ist, ist eben eine rein morphologische Frage und klinische Erfahrungen spielen meines Erachtens dabei eine durchaus sekundäre Rolle. Aus diesem Grunde ist es also nicht angängig, aus dem Auftreten der

Körnelung bei gleichzeitiger Besserung der Erkrankung auf eine Blutregeneration und in weiterer Folgerung auf Kernabstammung zu schliessen und umgekehrt bei gleichzeitiger Verschlimmerung auf Blutzerfall, demgemäss auf Degeneration. Mich leitet bei dieser ablehnenden Stellung gegenüber den klinischen Tatsachen die Überlegung, dass das klinische Bild allzu leicht zu Trugschlüssen veranlassen kann, wie ich im Folgenden zeigen will. Weil die fragliche Körnelung gerade bei Besserung der Krankheit, z. B. der Bleivergiftung, auftritt und weil sie in den schweren Phasen fehlt, können die Körnchen nicht der Ausdruck einer Plasmadegenration sein, so schlossen viele Kliniker, und noch in der allerletzten Zeit haben sich Meyer und Sperino (1906) in diesem Sinn geäussert. Dabei übersehen alle, die so denken, doch offensichtlich die Tatsache, dass der Zerfall roter Blutkörperchen ein physiologischer und tagtäglich notwendiger ist; wir wissen, dass allein zur Bereitung des Gallenfarbstoffes immerwährend grosse Mengen von Erythrocyten aus der Zirkulation ausgeschaltet werden, und wir können sogar durch verhältnismässig einfache Rechnung feststellen, dass etwa innerhalb vier Wochen sämtliche farbige Blutkörperchen durch neue ersetzt werden. Unter den Erythrocyten des zirkulierenden Blutes findet sich also schon bei normalen Verhältnissen stets eine sehr beträchtliche Zahl dem Untergang geweihter Elemente; welche das sind, das entzieht sich bis jetzt völlig unserer Kenntnis und zwar deswegen, weil ihre physiologische Abnutzung keinen deutlichen morphologischen oder tinktoriellen Ausdruck findet. Wäre es denn nun aber nicht möglich, dass unter pathologischen Verhältnissen d. h. unter dem Einfluss einer besonderen Giftwirkung, die sonst nicht erkennbaren, dem physiologischen und darum natürlich auch in den Zeiten der Besserung stattfindenden Zerfall preisgegebenen Erythrocyten gewissermaßen gezeichnet werden, also gekörnelt erscheinen? In Wahrheit wissen wir ja über die besondere Art der Giftwirkung auf die Blutzellen so gut wie nichts; wir wissen also nicht, ob das Gift nur auf physiologisch vollwertige oder abgenutzte oder auf beide Sorten einwirkt; wir wissen nicht, ob es dauernd oder nur zeitweise einen Einfluss auszuüben vermag; kurz wir sind in all diesen Fragen nur auf Spekulation und Vermutungen angewiesen, und da ist die Folgerung, dass die Körnelung nur eine ganz besondere Stig-

matisierung der physiologisch dem Untergang geweihten Elemente ist, mindestens ebenso berechtigt wie die, dass sie als ein Zeichen neu in die Zirkulation gelangter Elemente zu deuten sei. Absolut beweisend sind demnach die klinischen Beobachtungen in keinem Falle, und darum kann nur auf rein morphologischem Wege die Frage entschieden werden: ich werde daher literarische Angaben nur insoweit berücksichtigen, als sie morphologisch verwertbare Tatsachen enthalten; wer sich auch für die übrige Literatur interessiert, der sei auf die ausgezeichneten Zusammenstellungen Lutoslawskis (1904) und Pols (1905) verwiesen!

Die basophile Körnelung, die, wie ich bereits in dem ersten Teil meines Referates (1904) erwähnte, zuerst von S. Askanazy und Ehrlich gesehen worden war, tritt bei allgemein anämischen Zuständen in den Erythrocyten des menschlichen Blutes auf, mit besonderer Vorliebe aber bei Bleivergiftung. Ausser bei diesem Gifte zeigt sie sich aber auch noch bei einer Reihe von anderen Giften (cf. die Zusammenstellung Pols), die Tieren, besonders Kaninchen, Meerschweinchen und Mäusen eingeführt wurden, oder bei sonstigen schädlichen Einwirkungen (Aderlass, Ueberhitzen).

Darnach hätte man es eigentlich mit Bildungen zu tun, die ausgesprochen pathologischer Natur sind. Nun finden sich aber schon in der Literatur vereinzelt Angaben, die hervorheben, dass die Körnelung auch manchmal in solchen Fällen beobachtet wurde, wo keine nachweisliche Schädigung eingewirkt hatte. Rosin und Bibergeil geben (1904) an, dass auch bei gesunden Menschen ab und zu gekörnte Erythrocyten angetroffen werden; vor allem aber haben Bloch (1899) und Löwenthal (1902) bei Meerschweinchen ihr gelegentliches Vorkommen bei anscheinend gesunden Tieren festgestellt. Bloch berichtet, dass er einmal im Blute eines gesunden Meerschweinchens basophile Granulationen fand, bei 20 anderen dagegen nicht, während Löwenthal ihre Anwesenheit bei der gleichen Tierart unter acht Fällen siebenmal feststellen konnte: es handelte sich dabei um zum Teil frisch gekaufte, zum Teil um länger im Keller gehaltene Exemplare. Trotz dieses Befundes glaubt der letztgenannte Autor nicht an ein physiologisches Vorkommen, weil die Tiere zeitweise körnchenfrei waren und ausser Bloch niemand der Tatsache Erwähnung getan habe. Löwenthal hielt die Tiere zur Entscheidung der Frage im Freien und will bei solchen

Exemplaren weniger gekörnte Elemente gefunden haben als bei den im Keller lebenden; Kälte und Nässe begünstigen seiner Ansicht nach das Auftreten der Körnchen.

Gelegentlich der Untersuchung zirkulierenden Meerschweinchenblutes war mir der ausserordentliche Reichtum an gekörnten Erythrocyten aufgefallen: das Tier war völlig gesund und stammte aus der Zucht des anatomischen Institutes. Ich habe darnach eine Reihe weiterer Tiere untersucht, junge und alte, darunter auch ein trächtiges, stets aber konnte ich den gleichen Befund erheben. Die Tiere werden bei uns nicht im Keller, sondern in einem eigenen, gut gelüfteten und eingerichteten Stallbau gehalten; die untersuchten Tiere waren völlig gesund und kräftig, so dass ich nicht einsehen kann, warum die gekörnten Erythrocyten nicht einen normal-physiologischen Befund des Meerschweinchenblutes darstellen sollen. Dass, wie Löwenthal angibt, körnchenfreie Zeiten vorkommen, ist durchaus kein Gegenbeweis; die Menstruation findet bekanntlich auch nur alle vier Wochen statt, ohne dadurch ihren physiologischen Charakter zu verlieren, und vorerst wissen wir ja über die Gründe des Auftretens und Verschwindens der gekörnten Elemente im Meerschweinchenblut gar nichts Bestimmtes. Der Umstand, dass anderen Untersuchern der Körnchengehalt nicht auffiel, dürfte wohl darin seinen Grund haben, dass vielfach das Blut normaler Tiere nicht untersucht wurde, weil man von vorne herein die Körnchen für ein pathologisches Produkt hielt; aber dass gerade die Meerschweinchen für die Vergiftungsversuche bevorzugt wurden, zeigt, dass die Körnchen sehr leicht bei diesen Tieren nachweisbar waren, nötigt aber nunmehr auch dazu, die an dieser Tierart gewonnenen Resultate mit Vorsicht aufzunehmen oder lieber überhaupt nicht zu verwerten, da man ja nicht weiss, ob die gefundene Körnelung in diesen Fällen pathologischer Natur war.

Macht man von dem Blute eines Meerschweinchens (Einstich in das Ohr) ein Präparat nach der oben mitgeteilten Methode der Osmiumdampf-Fixation und färbt mit der Giemsaschen Lösung, so dokumentiert sich die sogenannte basophile Körnelung der Erythrocyten durch die mehr oder weniger reichliche Anwesenheit blauer feinster Flecke, die sich von dem hellen, gelbgrünen Grunde des Zellleibes scharf abheben. Die Grösse dieser

blauen Körnchen ist keine konstante, sie treten bald unter dem Bilde feinster Stäubchen auf (Fig. 12a), bald erscheinen sie als grobe Bröckel oder Körnchen (Fig. 12b), gröbere und feinere können in der gleichen Zelle vorkommen. Auch die Form der Granula ist keine bestimmte, neben abgerundeten trifft man vielfach eckige oder kurze oder längere stäbchenförmige Gebilde (b). Ganz ausserordentlich variiert die Zahl der Körnchen; während viele Blutkörperchen nur wenige (c, d), oft nur drei oder vier, aufweisen, finden sich auch solche Erythrocyten in grosser Zahl, die vollgepfropft von Granula sind (b, e, f, g). Hinsichtlich der Lage der Körnchen in der Zelle lässt sich folgendes feststellen: In denjenigen Blutkörperchen, die infolge der Behandlung die Napfform verloren haben und als platte Scheiben erscheinen, erfüllen sie die ganze Zelle (Fig. 12e) gleichmässig; in den Fällen aber, in denen die natürliche Napfform erhalten ist, sind sie hauptsächlich um den Napfrand herum angeordnet (g—i), das zeigt sich besonders dann, wenn nur wenige Granulationen vorhanden sind (a, c); in manchen Blutkörperchen, die sehr viele Körnchen enthalten, kommt es aber auch zu einer ausgesprochen kranzartigen Anordnung der dicht gedrängt liegenden Gebilde um die Napföffnung herum (k, l); dabei liegen die Körnchen in der äussersten Peripherie der Zelle.

Bevor nun auf die Natur der Körnchen eingegangen werden kann, ist die Frage zu erörtern, ob sie nicht noch auf andere Weise dargestellt oder sichtbar gemacht werden können. Vor allem interessiert natürlich, ob sie am frischen unfixierten Objekt nachweisbar sind. In der älteren Literatur finden sich darüber keine genaueren Angaben, jedenfalls ist es niemanden geglückt, sie ungefärbt zu sehen. Nur Schaudinn (1903) erwähnt, dass in den von Malariaparasiten befallenen Erythrocyten farblose Flecke auftreten, die an Trockenpräparaten basische Farbstoffe annehmen. Mir selbst ist es nicht gelungen, im Meerschweinchenblut am unfixierten und ungefärbten Präparate die gekörnten Elemente herauszufinden. Ich möchte darum glauben, dass die Körnchen das gleiche Lichtbrechungsvermögen besitzen wie das rote Blutkörperchen; aus den gleichen Gründen also, aus denen man einen in Kanadabalsam eingetauchten farblosen Glasstab nicht sehen kann, entziehen sich die Granulationen in den frischen Blutkörperchen der Beobachtung. In allerletzter

Zeit hat Grüneberg (1906) die für die Frage nach der Natur der Körnchen wesentliche Feststellung gemacht, dass sie auch im ultravioletten Lichtverfahren nicht hervortreten; Präparate von Blut, das nachweislich sehr grosse Mengen von gekörnten Elementen enthielt, zeigten auf der photographischen Platte keine granulierten Erythrocyten; ich werde auf diesen Punkt zurückzukommen haben.

Nicht minder von Belang für die Frage nach der Natur der Körnchen ist ihr Verhalten den sog. vitalen Farbstoffen gegenüber. Seit Pappenheim (1895) sind wiederholt und mit den verschiedensten Farben in den roten Blutkörperchen Körnchen nachgewiesen worden, die teils vereinzelt liegen, teils durch feinste Fäden verbunden, zierliche Netzwerke bilden können. Die Literatur hat im ersten Teil meines Referates (1904) ihre Besprechung gefunden. Es fragt sich nun: sind die in den Trockenpräparaten darstellbaren Granulationen mit den bei vitaler Färbung auftretenden identisch? Oder vielmehr, sind jene Granulationen auch vital färbbar? Rosin und Bibergeil (1904) bejahen diese Frage ohne weiteres; sie konnten schon im normalen menschlichen Blute zahlreiche gekörnte Elemente nachweisen, die im pathologischen Blute enorm vermehrt waren. Die Körnchen erscheinen im normalen Blute zärter als im pathologischen, im letzteren Falle gleichen sie kurzen, dicken, etwas zugespitzten Stäbchen und liegen im Zentrum der Blutkörperchen entweder in Stern- oder Kranzform. Diese Angaben hat Fleischmann (1905) nachgeprüft und kommt zu einem entgegengesetzten Resultat; er nahm gewöhnliches Blut und fertigte davon drei Präparate; das erste behandelte er als Trockenpräparat, das zweite färbte er mit vitalen Farbstoffen, das dritte überliess er eine zeitlang sich selbst und behandelte es als Trockenpräparat, nachdem im zweiten Granulationen aufgetreten waren. Während nun im ersten Präparat keine gekörnte Erythrocyten sich fanden, konnte er im dritten solche feststellen. Da sie aber erst während des Aufenthaltes in der feuchten Kammer entstanden waren, benannte er sie „Metagranula“ und trennt sie von den eigentlichen basophilen; die Metagranula wären die mit vitalen Farbstoffen darstellbaren Körnchen. Pol (1905) wendet sich gleichfalls gegen Rosin und Bibergeil und bestreitet die Identität der basophilen Granula mit den vital darstellbaren,

ohne diese Ansicht näher zu begründen; er erwähnt nur, dass die vital darstellbaren Körnchen sich in jedem Blut fänden, allerdings erst einige Zeit nach der Entnahme und zunächst spärlich, reichlicher und rascher treten sie im pathologischen Blute auf.

Nach meinen Untersuchungen muss ich mich ganz entschieden auf die Seite Rosins und Bibergeils stellen. Ich will zunächst einmal nicht behaupten, dass alle mit vitalen Farbstoffen darstellbaren Granulationen der Erythrocyten identisch sind mit den basophilen des Trockenpräparates, aber ganz sicher sind diese letzteren mit vitalen Farbstoffen in frischem Blute färberisch nachweisbar. Das geht schon ohne weiteres aus folgendem Versuch hervor: Fertigte ich ein Blutpräparat von normalem menschlichem Blute und färbte vital nach der von Rosin und Bibergeil angegebenen Methode, so sah ich keinerlei Körnchen in den Erythrocyten und erst nach einer Viertelstunde etwa konnte ich sehr spärlich gekörnte Elemente erkennen; nahm ich dagegen Meerschweinchenblut, in dem, wie Kontrollpräparate zeigten, gekörnte Elemente in grossen Mengen vorkommen, so erhielt ich sofort sehr zahlreiche granulierte Blutkörperchen. Abgesehen von anderen gleich zu erörternden Gründen spricht diese Feststellung zugunsten der vitalen Darstellbarkeit. Allerdings habe ich also in dem von mir untersuchten, normalen menschlichen Blute auch nach langer Zeit nur sehr vereinzelt granulierte Erythrocyten gefunden, was im Widerspruch zu den Angaben von Rosin und Bibergeil steht; doch ist daran zu denken, dass hier individuelle und zeitliche Verschiedenheiten eine grosse Rolle spielen können. Die vital darstellbaren Granulationen des Meerschweinchenblutes zeigen nun in einigen Punkten völlige Übereinstimmung mit den basophilen des Trockenpräparates, in anderen Unterschiede. Übereinstimmung ist vor allem in der Form und Grösse und in der Art der Anordnung zu konstatieren. Ich gebe in Fig. 13 solche mit Neutralrot, in Fig. 14 mit Toluidinblau dargestellte Körnelungen wieder und bitte, die Fig. 12k und l mit Fig. 13a und b und 14a zu vergleichen. Die Unterschiede bestehen darin, dass die vitalen Granulationen sehr häufig durch Fäden verbunden sind und Netze oder Ringe bilden, wie Fig. 13 erkennen lässt; diese Fäden bestehen also aus aneinander gereihten Körnchen. Die Körnchen liegen an-

scheinend nie im Zentrum der Zelle, sondern sie sammeln sich in den peripheren Teilen des Körperchens an und zwar in den alleräussersten Randgebieten, so dass sie bei Seitenansichten über den Rand hervorragen (Fig. 13 b bis f). Etwas derartiges lässt sich nun allerdings für die basophile Körnelung des Trockenpräparates nicht feststellen; zwar findet auch sie sich in der äussersten Peripherie (Fig. 12 k, l), man vermisst hier aber die Anordnung zu Fäden und Netzen. Nur glaube ich nicht, dass diese Verschiedenheit auf einer Verschiedenheit der Granulation beruht, sondern eine Folge der verschiedenen Methodik ist. Die vitalen Farbstoffe schädigen die Zelle; es kommt zu Gerinnselbildungen und Abscheidungen, die die Körnchen, die wir uns frei beweglich zu denken haben, miteinander verkleben. Das folgt schon daraus, dass die Verklumpung und Netzbildung umso ausgedehnter wird, je länger der Farbstoff einwirkt.

Nach diesen Feststellungen halte ich die vitale Darstellbarkeit der basophilen Körnelung für erwiesen. Was Fleischmann gegen eine derartige Auffassung geltend gemacht hat, hält einer Kritik überhaupt nicht Stand; wenn man dartun will, dass sich die basophilen Körnchen nicht mit vitalen Farbstoffen darstellen lassen, so muss man selbstverständlich von körnchenhaltigem Blute ausgehen und darf nicht körnchenfreies benutzen. Wenn nun seine Angaben richtig sind, dass Blut, dem die gekörnten Elemente fehlen, einige Zeit ausserhalb des Körpers gehalten, solche bekommen und zwar basophile, in Trockenpräparaten darstellbare, während in einem Präparate, das mit vitalen Farbstoffen behandelt wurde, gleichzeitig gekörnte Elemente auftreten, so folgt daraus doch gerade, dass erstens basophile Körnchen in Erythrocyten ausserhalb des Körpers entstehen können und zweitens dass sie vital färbbar sind. Wie man auf Grund derartiger Befunde das Gegenteil behaupten kann, ist mir unerfindlich, umsomehr, da Angaben, wie sich diese im überlebenden Blute gebildeten „Metagranula" von den vorgebildeten eigentlichen basophilen unterscheiden, überhaupt nicht gemacht werden; es betont Fleischmann sogar ausdrücklich, dass färberisch keinerlei Unterschiede festgestellt werden konnten, so dass beide Körnelungen wohl aus identischen Substanzen bestünden. Pol, der eigene Angaben inbezug auf Unterschiede ebensowenig macht, beruft sich bei seinem ablehnenden Standpunkt auf Fleischmann, der

die Nicht-Identität durch „vergleichende Färbung klar“ nachgewiesen habe; ich verstehe nicht, wie das aus jenen Beobachtungen herauszulesen ist. Ich habe selbst nicht nachgeprüft, ob wirklich nach einiger Zeit im überlebenden Blute basophile Körnelung auftritt; ist das richtig, so folgt daraus, dass der gleiche Prozess, der sich im zirkulierenden Blute an den Erythrocyten abspielt, auch ausserhalb des Körpers einsetzen kann; es wäre das ein schlagender Beweis für die degenerative Natur der Körnelung.

Ich möchte nun noch auf einige Besonderheiten zurückkommen, die bei Einwirkung vitaler Farbstoffe an den roten Blutkörperchen zu beobachten sind. Zunächst fällt auf, dass sich an manchen Erythrocyten von der Oberfläche eine zarte, durchsichtige, farblose Haut abhebt, in der Körnchen festsitzen können (Fig. 13, d, g); ich möchte glauben, dass in dieser Haut die Membran gesehen werden darf. Nach länger dauernder Einwirkung des Farbstoffs werden viele Blutkörperchen kugelig und die Körnchen schliessen sich zu einem Kranz zusammen, der wie ein Schnürring das Körperchen umkreist (Fig. 13 f, Fig. 14 b, c). Wie diese Bilder zu deuten sind, ist schwer zu sagen; ich glaube, dass die Körnchen an dem ursprünglichen Napfrande (Fig. 13 a, b) sich ansammeln und mit der Membran verklebend einen Ring bilden; quillt dann das Körperchen auf, so kann die verklebte Stelle nicht nachfolgen und bleibt in ihrem früheren Umfang erhalten, sodass sie als Schnürkranz erscheinen muss. Etwas ähnliches konnte ich an den Salamandererythrocyten beobachten (1905 d); bei Einwirkung von Salpetersäure entsteht dort durch Verklebung des Randreifen mit der Membran am äussersten Rande ein Schnürring, der beim Aufquellen des Blutkörperchen als tiefer Falz einschneidet. Alle diese Veränderungen sind natürlich eine Folge des schädigenden Einflusses des Farbstoffes; weiterhin äussert sich dieser darin, dass die Erythrocyten sämtlich kugelig werden und den Blutfarbstoff abgeben. Man findet dann nur noch die leere Membran (Schatten), in denen aber die Körnchenmasse eingeschlossen ist; ich gebe in Fig. 13 h und i zwei derartige zerstörte Körperchen wieder, die Körnchen habe ich dabei stets durch feine Fäden verbunden gesehen. Rosin und Bibergeil geben an, dass die Granulationen sich auch frei im Plasma finden sollen; wenn sie das Blut mehrere Tage sich selbst überliessen, lösten sich allmählich die Leiber der Erythrocyten auf, die

basophilen Granula aber blieben unverändert an der Stelle liegen, wo vorher die Erythrocyten sich befanden. Ich habe zu dieser Darstellung zu bemerken, dass die Granula dabei stets von dem zarten „Schatten“ d. h. der Membran umschlossen werden, was den genannten Autoren anscheinend entgangen ist.

Die Frage nach der Natur der Granulationen hängt eng zusammen mit der nach ihrer Herkunft. Zwei Ansichten stehen sich in diesem Punkte einander gegenüber, während die einen Autoren in den Körnchen Kernreste sehen, sprechen sie die anderen für eine Plasmadegeneration an. Wie ich schon oben betont habe, kann ein Entscheid nur durch das genaue Studium der Morphologie und der Entwickelung der Körnchen getroffen werden; aus klinischen Beobachtungen ist nichts zu erschliessen.

Von den Anhängern der Kernnatur (Literatur in meinen beiden Referaten und besonders bei Lutoslawski) werden besonders zwei Momente geltend gemacht: 1. die Färbbarkeit der Körnchen mit Kernfarbstoffen und 2. der angeblich nachweisliche Zerfall des Erythroblastenkernes in Körnchen; dazu kam später die hauptsächlich von Nägeli (1904) und Lutoslawski gemachte Angabe, dass die gekörnten Erythrocyten aus dem Knochenmark stammen. Gegen diese Auffassungen hat sich vor allem Bloch (1901) in einer ausgezeichneten Abhandlung gewendet, indem er vier Punkte aufstellte, die gegen die Ableitung der Körnchen vom Kerne sprechen, nämlich: 1. das gleichzeitige Vorkommen von Kernteilungsfiguren und Körnelung in denselben Erythrocyten; 2. das tinktorielle Verhalten; 3. das Fehlen gekörnter Elemente oder von Übergangsformen in den blutbildenden Organen und 4. die ganze Art und Weise des Entkernungsvorganges bei den Erythroblasten. In diesen vier Punkten hat Bloch in der Tat alles zusammenfasst, was gegen die Ableitung vom Kern spricht, und ich will mich deswegen in meinen Ausführungen auch an diese Einteilung halten.

Was zunächst das Vorkommen der Körnelung in mitotisch sich teilenden Erythroblasten angeht, so hat Bloch derartige Zellen abgebildet, die er im anämischen Blute beobachtet haben will. Mir selbst stehen keine Erfahrungen in dieser Beziehung zu Gebote; im strömenden Merschweinchenblut kommen Erythroblasten nicht vor und im Knochenmark habe ich keine gekörnten kernhaltigen Elemente finden können. Ich will nun keineswegs

die Richtigkeit der Beobachtung leugnen, doch haben mich die Blochschen Abbildungen nicht völlig überzeugt und zwar deswegen, weil gerade in den Erythroblasten ausserordentlich leicht Kernteilungsfiguren vorgetäuscht werden, während es sich, wie nur bei sehr guter Fixation zu erkennen ist, um rosettenartige Kernsprossungen des noch einheitlichen oder schon fragmentierten Kernes handelt. Sollte aber die Beobachtung richtig sein, so beweist sie für sich allein schon mit absoluter Sicherheit, dass die Körnchen nicht Kernfragmente sein können; denn ein in einzelne Körnchen aufgelöster Kern ist selbstverständlich mitotischer Teilung unfähig. Nun haben allerdings einzelne neuere Autoren (auch Nägeli [1904], Meyer und Sperino [1906]) diesen Einwand dadurch zu widerlegen versucht, dass sie auf das Vorkommen zweier Kerne hinweisen, und die Körnchen auf den Zerfall nur des einen beziehen, während die Mitose in dem zweiten sich abspiele. Dieser Ausweg ist völlig ungangbar; zwar kommen Erythroblasten mit zwei oder drei völlig getrennten grossen Kernfragmenten vor, wie ich ausführlich im zweiten Teil meines Referates (1905 b) dargetan habe; allein der Doppelkern ist stets das Resultat eines Fragmentierungs- und Degenerationsprozesses; sind also zwei Kernstücke in einer Zelle vorhanden, so sind sie stets auch schon in dem Stadium der Chromatinverklumpung und mitotischer Teilung nicht mehr fähig. Ich möchte bei dieser Gelegenheit gleich hervorheben, dass Körnelung in sich mitotisch teilenden Zellen natürlich durchaus nicht etwa gegen eine Deutung der Körnchen als Plasmadegeneration spricht, wie man merkwürdigerweise auch bei Anhängern der Kernresttheorie lesen kann; denn es ist doch selbstverständlich, dass die Schädigung, die die basophile Körnelung verursacht, alle rote Blutelemente befallen kann; trifft sie also einen in Teilung befindlichen Erythroblasten, so treten in seinem Plasmaleib die Körnchen auf; was weiter aus einer derartigen Zelle wird, ist ja unbekannt, es ist möglich, dass der weitere Ablauf der Mitose dann auch gestört wird; aber der einfache Befund der Körnchen neben Kernmitose spricht sicher nicht dagegen, dass diese Zelle von einem degenerativen Prozess betroffen worden ist.

Auf das tinktorielle Verhalten der Körnchen ist gleichfalls von Bloch hingewiesen worden; er fand, dass sie sich bei Anwendung der Giemsaschen Farblösung blau färben, während die

Erythroblastenkerne und ihre Fragmente einen mehr violetten Farbenton annehmen; ich kann diese Beobachtung durchaus bestätigen, ohne dass ich aber auf diese Differenz ein allzu grosses Gewicht legen möchte. Bedeutungsvoll ist diese tinktorielle Verschiedenheit immerhin, das wird sich aus später zu erörternden Gründen näher ergeben.

Was das Fehlen gekörnter Erythrocyten im Knochenmark angeht, das Bloch gegen die Kernnatur der Granulationen verwertet, so haben andere Untersucher entgegengesetzte Ansichten geäussert. Aus klinischen Gründen haben Nägeli (l. c.) und Lutoslawski (l. c.) die Bildung der gekörnten Elemente gleichfalls in das Knochenmark verlegt, ohne aber anscheinend das Mark daraufhin zu untersuchen. Ich selbst habe auch im Knochenmark die basophilen Granulationen in Erythrocyten gefunden, allein — und das ist wichtig — in durchaus denselben Mengenverhältnissen, wie man sie auch im zirkulierenden Blute findet. Das Vorkommen der gekörnten Elemente beweist also an und für sich nichts für ihre Entstehung im Marke; denn wenn sie sich überhaupt in der Zirkulation befinden, müssen sie selbstverständlich auch im Blute des Knochenmarks vorhanden sein. Würden sie aber wirklich in diesem Organe entstehen und das wäre dann der Fall, wenn sie Kernreste sind, dann müssten sie natürlich im Mark in besonderer Menge nachgewiesen werden können. In Wirklichkeit trifft dies aber durchaus nicht zu und schon aus diesem Grunde ist die Annahme, dass der Ort der Körnchenbildung das Mark ist und sie selbst Kernreste sind, abzulehnen.

Der vierte Punkt der Blochschen Antithese betrifft den normalen Entkernungsvorgang der Erythroblasten. Wären die basophilen Körnchen Kernreste, dann müsste eben der Kern im Knochenmarke in eine Anzahl gröberer und feinerer Partikel zerfallen. Ich kann mich in diesem Punkte sehr kurz fassen, da ich die Frage des Kernzerfalls eingehend und mit weitester Literaturberücksichtigung in dem zweiten Teile meines Referates (1905 b) besprochen habe, worauf hiermit verwiesen sei. Es hat sich herausgestellt, dass von einer derartigen Zerstäubung des Kernes, wie sie die Annahme der Kernnatur der Granulationen zur Voraussetzung hätte, unter normalen Verhältnissen gar keine Rede sein kann. Der Kern zerfällt in einzelne Fragmente, die allerdings ziemlich an Zahl und Grösse variieren können; dabei

entstehen aber niemals Bilder, die den mit Körnchen vollgepfropften Erythrocyten, wie sie in Fig. 12 dargestellt sind, auch nur im entferntesten ähneln. Als letzter Kernrest bleibt ein kleines, oft nur punktförmiges Stück zurück (punktierter Erythrocyt Jollys), dessen weiteres Schicksal im III. Abschnitt dieser Abhandlung seine Darstellung gefunden hat. Ich muss alle anders lautenden Angaben als unrichtig zurückweisen. Nun habe ich allerdings in meinem Referate den Vorbehalt gemacht, dass unter den pathologischen Verhältnissen, die zu dem Auftreten gekörnter Erythrocyten führen, möglicherweise die Kernfragmentation unter einem anderen Bilde verlaufen und dass es in diesen Fällen vielleicht doch zu einer Zerstäubung des Kernes kommen könnte. Allein die Autoren, die die Körnchen vom Kern ableiteten, stützten sich nicht auf Präparate pathologischer, sondern normaler Erythroblasten, was dann überhaupt unzulässig wäre oder aber gerade zum entgegengesetzten Schlusse führen muss. Mit der Feststellung, dass die gekörnten Erythrocyten einen normalen Bestandteil des Meerschweinchenblutes ausmachen, fällt natürlich dieser Vorbehalt; der Entkernungsmodus der Meerschweinchen-Erythroblasten ist völlig der gleiche wie beim Menschen, Kaninchen etc. und somit können jene Granulationen auch unmöglich als Kernreste gedeutet werden.

Ich komme nunmehr zu einer Reihe weiterer Punkte, die gegen ihre Kernnatur sprechen. Hier wäre vor allem die bereits erwähnte, von Grüneberg (1906) gefundene Tatsache hervorzuheben, dass die Körnchen für ultraviolettes Licht durchlässig sind, während es gerade eine Besonderheit von Kernsubstanzen ist, das konträre Verhalten zu zeigen. Dieses Lichtverfahren ist nun ein ganz ausgezeichnetes Reagenz; wie ich im III. Abschnitt dieses Aufsatzes ausführte, haben Grawitz und Grüneberg und v. Schrötter einen scharfen dunklen Punkt erkannt, der offenbar mit dem von mir beschriebenen und sicher als letzten Kernrest zu deutenden Chromatinstäubchen identisch ist. In diesem Falle wäre also die Kernnatur allein schon aus dem Verhalten des Körpers gegenüber dem ultravioletten Lichte zu erschliessen gewesen; um wieviel mehr müssten also bei diesem Verfahren die basophilen Granulationen hervortreten, wenn sie wirklich nukleärer Herkunft wären.

Von einzelnen Autoren, besonders von Bloch, wird als

weiterer Beweis gegen die Kernnatur das Verhalten der Körnchen dem Methylgrün gegenüber hervorgehoben, in dem manche ein färberisches Reagenz auf Kernsubstanzen sehen. Methylgrün färbt die basophilen Granulationen nicht. Ich kann diese Angaben bestätigen; auch mir ist es nicht geglückt, sie mit diesem Farbstoff zur Darstellung zu bringen, während das bei anderen basischen Farbstoffen, wie ich oben ausführte, leicht gelingt.

Gegen die Auffassung der Körnchen als Kernreste, spricht aber nun vor allem das ganze Bild der gekörnten Erythrocyten im normalen Meerschweinchenblut. Ich habe in Fig. 12 eine Reihe von Zellen zusammengestellt, die nur spärliche Granulationen (c, d) enthalten, und andere, die damit vollgepfropft sind (b, e, g). Diejenigen Autoren, die die Körnchen als Kernreste bezeichnen, müssen natürlich in den letzteren die jugendlichen und in jenen die älteren Formen sehen. Die Körnchen müßten dann allmählich an Zahl abnehmen und zwar in der Zirkulation, indem die Körnchen sich entweder im Innern auflösen oder die Zelle verlassen. Nun gibt es im Knochenmark überhaupt keine Erythroblasten, bei denen eine Zerstäubung des Kernes nach Art der Fig. 12 (b, e, g) stattfände, zweitens aber verlassen, wie ich gezeigt habe, die Kernfragmente die Zelle und lösen sich nicht im Innern auf. Folgerichtig müsste man dann auch erwarten im Plasma des zirkulierenden Blutes freie basophile Granulationen zu finden, ebenso wie man in ihm freie Kernfragmente bei Leucämie etc. antrifft. Das ist nun durchaus nicht der Fall. Aber noch weiter, wenn im normalen Meerschweinchenblut Erythrocyten mit Kernbröckel vorkommen, müssten sich doch auch Erythroblasten mit noch teilweise unfragmentierten, also grossen Kernresten, finden. Niemals habe ich aber solche Bilder gesehen; andrerseits lässt sich dagegen zeigen, dass in den Fällen, wo nachweislich kernhaltige rote Blutkörperchen noch in die Zirkulation gelangen, wie bei der neugeborenen Katze (vgl. III. Abschnitt dieses Aufsatzes und Fig. 9), basophil gekörnte Erythrocyten nach Art der Fig. 12 überhaupt vollständig fehlen. Nun sind es aber noch besonders zwei Momente, die für die Beurteilung der Frage von Wichtigkeit sind. Man findet nämlich im Meerschweinchenblut Erythrocyten, die offenbar ein weiteres Stadium der basophil gekörnten Elemente darstellen; diese Blutkörperchen färben sich mit der Giemsaschen Lösung schmutzig

dunkelblau-grün und zeigen deutlich noch verschwommene Granulationen (Fig. 15 b). Vor allem fällt aber an diesen Erythrocyten auf, dass sie kleiner sind als die normalen oder die gewöhnlichen gekörnten Elemente[1]) und dass sie, gleichfalls im Gegensatz zu den übrigen, eine unregelmässige Form besitzen: sie sind bald da bald dort eingedellt und die Konturen sind oft auffallend eckig, statt abgerundet; kurz, sie sehen wie halb zerdrückt oder zusammengepresst aus und machen den Eindruck einer geringeren Resistenz als die übrigen Erythrocyten. Die gleichmässige Homogenität des Zelleibs normaler Formen fehlt vollständig, statt dessen scheinen sie aus einer körnig-klumpigen Masse zu bestehen, die sich auch färberisch durchaus vom gewöhnlichen Endosoma der Erythrocyten unterscheidet. Diese so veränderten Zellen sind durch kontinuierliche Übergänge mit den typischen basophil gekörnten verbunden. Es besteht also kein Zweifel, dass wir in ihnen ein weiteres Entwicklungsstadium zu sehen haben und zwar stellen sie das Endstadium des Degenerationsprozesses dar, soweit es sich im strömenden Blute abspielt.

Der zweite Punkt, der für die Frage nach der Natur der Granulationen noch berücksichtigt werden muss, ist das Verhalten des von mir im III. Abschnitt dieser Abhandlung beschriebenen Chromatinstäubchens zu den basophilen Körnchen und ihren Trägern. Auch im strömenden Meerschweinchenblut finden sich zahlreiche Erythrocyten, die dieses Stäubchen enthalten, es liegt wie beim Menschen stets exzentrisch und färbt sich intensiv rotviolett (Fig. 12 m). Dieses Stäubchen kann nun in allen Stadien der basophilen Körnelung angetroffen werden oder fehlen; in Fig. 12 a, c und d liegt es neben noch spärlichen Granulationen; in b und e, die vollgepfropft mit Körnchen sind, wird es ganz vermisst. Nun sieht man aber gelegentlich in manchen gekörnten Elementen ein etwas grösseres Korn, das sich von der charakteristischen blauen basophilen Körnelung deutlich durch einen rötlichen Farbenton unterscheiden lässt; ich habe solche Formen in Fig. 12 f—i abgebildet. Offenbar handelt es sich dabei um das gleiche Korn, auf das E. Schwalbe und Solley (1902) schon bei vergifteten Tieren aufmerksam gemacht haben, und

[1]) In Fig. 15 sind versehentlich die Erythrocyten mit Ocular 8 wiedergegeben, wodurch die Grössendifferenz im Vergleiche mit Fig. 12 (Oc. 12) erheblicher erscheint, als sie in Wirklichkeit ist.

das diese Autoren im Gegensatz zu der eigentlichen feineren Körnelung für einen Kernrest erklären. Vergleicht man dieses Korn mit dem feinen Chromatinstäubchen in nicht gekörnten Elementen, so fällt sofort auf, dass es viel grösser und gröber ist als jenes. Nun ist etwa nicht daran zu denken, dass dieses Korn eben den noch nicht in feinere Körnchen zerfallenen Kernrest darstellt; denn man findet ja nur sehr spärlich basophil gekörnte Elemente, in denen dieses Korn kleiner ist als in den schon stark granulierten (cf. Fig. 12 a und g) und andrerseits kommen sowohl stark wie spärlich granulierte Elemente vor, in denen es ganz fehlt oder in gleicher Grösse vorhanden ist. Es ist also deswegen ausgeschlossen, dass Korn und Granulation in Grösse und Zahl in irgend einem bestimmten Verhältnis zu einander stehen. Tatsächlich liegt die Sache so, dass Chromatinstäubchen und basophile Körnelung nichts miteinander zu tun haben, die Körnelung befällt sowohl solche Erythrocyten, die kein Stäubchen mehr besitzen als auch solche, in denen es noch vorhanden ist; im letzteren Falle scheint es häufig zu einer Verklumpung in in der unmittelbaren Umgebung der Chromatinstäubchen zu kommen, denn stets — und das unterscheidet gerade diese grösseren groben Körner von jedem reinen grösseren Kernrest ohne weiteres — besitzt die sich rötlich färbende Masse unregelmässig eckige Konturen oder ganz verschwommene Grenzen (cf. Fig. 12 f—i mit Fig. 9 a—h), während wirkliche Kernreste mehr abgerundete tropfenartige Gebilde sind. Ich glaube also, dass es zu einer Verschmelzung des Chromatinstäubchens mit basophilen Körnchen kommen kann, und dass dann das daraus resultierende grössere und gröbere Bröckel dadurch einen anderen Farbenton annimmt; in denjenigen Erythrocyten, die das Chromatinstäubchen schon verloren haben, ehe sie von der basophilen Körnelung befallen wurden, muss darum auch dieses gröbere anders gefärbte Korn fehlen.

Fassen wir nun all das zusammen, was die Untersuchung hinsichtlich der basophilen Körnchen ergeben hat, und berücksichtigen wir das, was wir vom Kernzerfall in den Erythroblasten wissen, so zeigt sich, dass von einer A b l e i t u n g d e r G r a n u l a t i o n e n a u s d e m K e r n k e i n e R e d e sein kann, mit K e r n r e s t e n h a b e n d i e s e B i l d u n g e n a u c h n i c h t d a s g e r i n g s t e z u t u n, und wer das auf Grund klinischer

Beobachtungen behauptet, der beweist, dass er mit den anatomischen Tatsachen nicht genügend vertraut ist oder sich über sie hinweggesetzt hat. Erythrocyten also, die diese Granulationen enthalten, legitimieren sich dadurch keineswegs als jugendliche Elemente.

Die mitgeteilten Beobachtungen sprechen alle dafür, dass die basophile Körnelung als eine Zerfallserscheinung aufzufassen ist, wie das von Grawitz zuerst behauptet und stets (1899) verfochten wurde. In diesem Sinne spricht vor allem der ganze Entwicklungsgang der gekörnten Elemente. Ich habe aber gezeigt, dass im zirkulierenden Meerschweinchenblut sich Blutkörperchen finden, die verkleinert sind, weniger resistent erscheinen und nur noch aus einer körnigklumpigen Masse bestehen (Fig. 15), diesen Zustand hat man als das Endstadium des Prozesses aufzufassen: der Beginn dokumentiert sich durch das vereinzelte Auftreten feinster staubartiger Körnchen (Fig. 12 c, d). Im Meerschweinchenblut lässt sich aber nun nachweisen, dass die Körnelung nicht die einzige Veränderung ist, die sich an diesen Erythrocyten abspielt; sie ändern nämlich auch ihre Farbenaffinität, und zwar geht dies Hand in Hand mit der Zunahme der Körnelung. Färbt man mit Giemsascher Lösung, so nehmen die gekörnten Elemente nicht mehr die hellgelb-grünliche Farbe an, sondern sie tingieren sich in einem schmutzigen blauen Tone; sie zeigen also das Verhalten, das man als Polychromatophilie bezeichnet hat. Nun haben schon eine Reihe von Autoren auf diese Tatsache aufmerksam gemacht, so besonders Schmidt (1903); aber auch sonst ist das gleichzeitige Vorkommen gekörnter und polychromatophiler Blutkörperchen in dem gleichen Blute vielfach beobachtet worden (Grawitz 1900). Ich beabsichtige nicht, die Literatur über die Polychromatophilie hier zu besprechen, zumal ich zu dieser Frage bereits in dem ersten Teil meines Referates (1904) Stellung genommen habe; ich führte dort aus, dass die Bevorzugung der basischen Farbkomponente von seiten der roten Blutkörperchen sowohl ein Zeichen degenerativer Umsetzungen des Zellleibes wie auch eine Besonderheit des Erythroblasten ist. Meine inzwischen fortgesetzten Untersuchungen über diesen Gegenstand haben mich zu dem gleichfalls an jener Stelle schon ausgesprochenen Resultate geführt, dass unter normalen Verhältnissen die Erythroblasten den basischen Färbungscharakter nur solange

zeigen, als der Fragmentierungsprozess des Kernes noch nicht zu weit vorgeschritten ist. Bei neugeborenen Tieren z. B., bei denen, wie ich im dritten Teile dieses Aufsatzes ausführte, noch kernhaltige Erythrocyten — die punktierten Erythrocyten Jollys — in die Zirkulation kommen (Fig. 9a bis g), sind diese gekernten Elemente schon nicht mehr polychromatophil, sondern färben sich in derselben Nuance wie die kernlosen Formen. Dass nun die basophil gekörnten Blutkörperchen des Meerschweinchenblutes stets auch im ganzen basophilen Färbungscharakter besitzen, scheint mir von Bedeutung für die ganze Frage des Degenerationsvorganges, der sich hier abspielt; denn offensichtlich besteht ein inniger Zusammenhang zwischen der Basophilie und der basophilen Körnelung. Schmidt (1903) hat geglaubt, dass die Polychromatophilie auf einer Beimischung aufgelöster Kernsubstanzen zum Hämoglobin beruhe, eine Ansicht, die schon deswegen nicht richtig sein kann, weil ja gerade die intaktkernigen Erythroblasten des Knochenmarks besonders polychromatisch sind, worauf auch schon Boellke (1904) mit Recht hingewiesen hat, und weil (cf. III. Teil meines Referates) eine derartige Auflösung des Kernes nicht vorkommt. Meines Erachtens haben wir es zunächst mit Veränderungen des flüssigen Endosomas zu tun, die in fein flockigen Ausscheidungen bestehen; diese Ausscheidungen sind spezifisch leichter als das übrige Endosoma, sie haben deshalb die Neigung, eine periphere Lage einzunehmen und setzen sich an der Membran fest, mit der sie unter Umständen eine innigere Verbindung eingehen können (siehe oben). Die Ausscheidungen haben im Gegensatz zu dem normalen Endosoma basophilen Charakter, aber das gleiche Lichtbrechungsvermögen, weshalb sie im ungefärbten Blutkörperchen unsichtbar bleiben. Neben diesen Ausfällungen verändert sich das Endosoma im Ganzen d. h. es wird basophil, und schliesslich bildet es nur noch eine körnige, klumpige, basophile Masse; Hand in Hand damit findet eine Verkleinerung des Blutkörperchens statt. In den Fällen, wo es nur zu einer Polychromatophilie kommt und die körnigen Ausscheidungen fehlen, dürfte es sich um eine gleichmässige Umsetzung des Endosomas handeln.

Wir haben es also bei der basophilen Körnelung mit einem Degenerationsprozess zu tun, der zum Untergang der betroffenen Erythrocyten führt. Freilich muss es noch zweifel-

haft bleiben, ob die letzte Phase sich innerhalb des strömenden Blutes oder in den Blutorganen abspielt. Aber das ist jedenfalls sicher, dass die Körnchen, wie Grawitz von Anfang an betont hat, innerhalb der Zirkulation entstehen und nicht, wie Nägeli (1904) behauptet, im Knochenmark; denn im strömenden Blut findet man alle Phasen der Entwicklung und im Knochenmark überhaupt nicht mehr gekörnte Elemente als auch sonst in de Zirkulation. Da nun beim Meerschweinchen diese Erythrocyten einen normalen Blutbestandteil bilden, so ist man wohl zu der Annahme berechtigt, dass es Blutkörperchen sind, die infolge ihrer physiologischen Abnutzung geschädigt und aus dem Kreislauf schliesslich ausgeschaltet werden. Im menschlichen Blute gehören die gekörnten Elemente jedoch nicht zum normalen Befund; wenn sie hier also unter pathologischen Verhältnissen auftreten, so sind sie als der Ausdruck einer besonderen, das Endosoma befallenden Schädigung aufzufassen. Im übrigen verweise ich auf das, was ich oben bei der Kritik der klinischen Beobachtungen in dieser Hinsicht gesagt habe.

V. Pseudostrukturen.

In der Frage nach der Struktur der roten Blutkörperchen habe ich meinen Standpunkt schon wiederholt (vergl. meine Referate 1904 und 1905 b) dahin präzisiert, dass die Säugererythrocyten keinerlei Gerüstwerk enthalten, sondern lediglich als membranumhüllte Flüssigkeitsblasen aufzufassen sind. Ich habe dort auch nachgewiesen, dass alle die Strukturen, die manche Untersucher bei Anwendung bestimmter Reagentien erhalten haben, als fädige oder fädig-körnige Ausfällungen des Endosomas aufzufassen sind. Diesem Standpunkt und meiner Beurteilung der Strukturbilder hat sich auch Meves (1905) angeschlossen, und neuerdings sind Grawitz und Grüneberg (1906) und v. Schrötter (1906) auf Grund der Untersuchung mit dem ultravioletten Licht-Verfahren zu dem Ergebnis gelangt, dass die Erythrocyten völlig homogen sind und irgend eine Innenstruktur nicht an ihnen nachweisbar ist. Nun hatte schon früher Růžička (1903) Netzwerke, die er mit vitaler Methylenblaufärbung zur Darstellung gebracht hat, als präformierte Bildungen beschrieben. Trotz meiner und Meves' Einwände gegen die Beurteilung derartiger Zeichnungen als Protoplasmagerüste hat derselbe Autor,

an seiner Deutung festhaltend, in dieser Zeitschrift (1905) ein Verfahren publiziert, mit dessen Hilfe es ihm geglückt ist, in Meerschweinchenerythrocyten richtige Wabenstrukturen darzustellen, die er für vorgebildet hält. Die von ihm angewandte Methode ist sehr kompliziert: Er lässt das Blut auf dem Glase antrocknen, übergiesst dann mit einer Mischung von $^2/_3$ Prager Leitungswasser und $^1/_3$ destilliertem Wasser (!!), lässt verdünnte Essigsäure nachfolgen, „fixiert“ (!) nun mit Sublimat und färbt mit Karbolchinablau; statt Essigsäure benutzte er auch 7%oige Salzsäure. Auf diese Weise erhielt er ein „Strukturbild“, das nicht in allen Blutkörperchen gleich ist, aber doch eine Wabenstruktur mit grösseren oder kleineren Waben wiedergibt. Er glaubt weiter, dass die Stromata aus einer dem Nuklein nahen Substanz bestünden. Ich habe demgegenüber geltend gemacht (1905c), dass es sich bei den von Ružička erzielten Bildern um Kunstprodukte handelt und dass, wie erst von Pascucci (1905) überzeugend dargetan worden ist, die Stromata keinerlei kernähnliche Substanzen enthalten. In einer neueren Publikation hält trotzdem Růžička (1906) an seiner Auffassung fest.

Ich beabsichtige nun keineswegs, hier nochmals den Nachweis zu erbringen, warum die von Růžička für Protoplasmastrukturen erklärten Zeichnungen Artefakte sind; ich habe das in dem ersten Teil meines Referates (1904) getan, das R. anscheinend überhaupt nicht gelesen hat, da er es nicht zitiert. Seine Aufgabe ist es also zunächst, die dort von mir und inzwischen auch von Meves (l. c.) gemachten Einwände zu widerlegen. Ich halte diese Strukturfrage vorerst für erledigt, und wenn Růžička seine Waben für den Ausdruck einer natürlichen Bildung hält und sie trotz des auf chemischem Wege bewiesenen Gegenteils (Pascucci 1905) auf Grund seiner für die Beurteilung dieser Frage völlig unzureichenden Reaktionen aus Kernsubstanzen bestehen lässt, so bleibt ihm das unbenommen; wir haben es hier eben mit einer rein subjektiven Auffassung zu tun, die für das allgemeine Urteil wohl wenig Bedeutung haben dürfte.

Immerhin ist es interessant, eine Methode zu kennen, die solche Pseudostrukturen in Erythrocyten hervorzubringen vermag, und darum möchte ich einige Mitteilungen in dieser Beziehung machen. Das Verfahren Růžičkas habe ich nicht versucht, weil ich kein Prager Leitungswasser zur Verfügung hatte und mich

nicht der Enttäuschung aussetzen wollte, mit Strassburger Leitungswasser operierend schliesslich negative Resultate zu erhalten. Dagegen ist es mir auf weit weniger komplizierte Weise gelungen, die wabigen oder vielmehr netzförmigen Artefakte in den menschlichen Erythrocyten zu erhalten und im Dauerpräparate zu fixieren. Nach der von Rosin und Bibergeil (l. c.) empfohlenen Methode bringe ich eine wässerige Methylviolettlösung auf dem Deckglas zum Eintrocknen und decke damit ein frisches Blutpräparat zu; umrandet wird mit warmem Paraffin, das nach dem Erkalten einen starren Ring bildet; hat der Farbstoff längere Zeit (½ Stunde und länger) eingewirkt, so ist aus einer grossen Zahl von Erythrocyten das Hämoglobin in Lösung gegangen, während es in anderen in Form sehr zierlicher blauer Netze zur Ausfällung kommt. Ist dies eingetreten, so schneidet man mit einem Messer das Paraffin weg, zieht das Deckglas sehr rasch ab und hält das noch feuchte Blutpräparat auf dem Objektträger für etwa eine Minute über Osmiumdämpfe. Dann lässt man es lufttrocken werden, übergiesst mit einer 10%igen Lösung von Ammoniummolybdänat zum Fixieren der Farbe und wäscht mit Wasser ab. Es empfiehlt sich alsdann des Kontrastes wegen mit Eosin ein wenig nachzufärben. Man trocknet und bettet in Balsam ein. Die Methode eignet sich, um überhaupt vital dargestellte Bilder im Dauerpräparat zu fixieren; ich habe z. B. auf diese Weise auch solche Präparate von den mit vitalen Farblösungen dargestellten basophilen Granulationen erhalten.

In unserem Falle zeigt sich nun in den meisten Erythrocyten ein ausserordentlich schön ausgeprägtes Netz, von dem Fig. 16 (Taf. XVI) eine gute Vorstellung gibt. Das Gerüstwerk ist intensiv blau gefärbt und hebt sich vom eosinroten Grunde sehr scharf ab. Wie die Abbildung zeigt, sind die Netzmaschen bald grösser, bald kleiner, die Netzfäden bald gröber und bald zärter; kurz, es herrscht die allergrösste Variation in der Anordnung; in den Knotenpunkten finden sich meist punktförmige Verdickungen. Das Ganze macht ohne weiteres den Eindruck von Artefakten; die Bilder sind aber besonders zierlich und instruktiv, und darum wollte ich die Aufmerksamkeit auf sie lenken.

Literaturverzeichnis.

Albrecht, E. (1904): Cytopathologische Mitteilungen. Verh. d. deutsch. path. Gesellsch., ausserord. Tag., Berlin.

Bloch, E. (1899): Diskussion zum Vortrage M. Littens. Deutsch. medic. Wochenschr., No 46.

Derselbe (1901): Beiträge zur Hämatologie. Zeitschr. f. klin. Medic., Bd. 43.

Boellke, O. (1904): Über die klinische Bedeutung der wichtigsten morphologischen Veränderungen an den roten Blutkörperchen. Virch. Arch., Bd. 176.

Ecker, A. (1854): R. Wagners Icones physiologicae, Taf. III, Fig. VIII C.

Ehrlich, P. (1878/79): Über die spezifischen Granulationen des Blutes. Verh. d. physiolog. Gesellsch. zu Berlin, 1878/79, No. 20.

Derselbe (1879): Methodologische Beiträge zur Physiologie und Pathologie der verschiedenen Formen der Leukocyten. Zeitschr. f. klin. Medic., Bd. 1.

Derselbe und Lazarus, A. (1898): Die Anämie. In H. Nothnagels spez. Path. u. Therapie, Bd. 8.

Fleischmann, P. (1905): Über gewisse bei vitaler Färbung auftretende basophile Körnchen in den roten Blutkörperchen. Medic. Klinik, No. 11.

Grawitz, E. (1899): Über körnige Degeneration der roten Blutkörperchen. Deutsch. medic. Wochenschr., No. 36.

Derselbe (1900): Die klinische Bedeutung und experimentelle Erzeugung körniger Degeneration in den roten Blutkörperchen. Berl. klin. Wochenschr., No. 9.

Derselbe und Grüneberg (1906): Die Zellen des menschlichen Blutes im ultravioletten Lichte.

Grüneberg (1906): Diskussion zum Vortrage Grawitz': Projektionsbilder von mikrophotographischen Aufnahmen etc. Berl. klin. Wochenschr., No. 19.

Gulliver, G. (1839): Blood corpuscles in the mammalia. The Lond. and Edinb. Philosoph. Magaz. and Journ. of Sc., Vol. 15, 3 Ser., S. 495.

Derselbe (1840/41): The Lancet 1840/41, Vol. II, S. 101.

Derselbe (1842): Additional measurements of the blood-corpuscles or red particles of mammalia and birds. Proc. Zoolog. Soc. London, P. 10, S. 191.

Derselbe (1845): On the size of red corpuscles of the blood in the vertebrata. Proc. Zoolog. Soc. Lond., P. 13, S. 93.

Derselbe (1875): Observations on the sizes and shapes of the red corpuscles of the blood of vertebrates. Proceed. Zoolog. Soc. Lond., 1875, S. 474.

Hayem (1899): Du sang et de ses alterations.

Heidenhain, M. (1904): Über die Oberflächenkraft als Ursache der sog. „Geldrollenform“ etc. Folia haematolog., Bd. 1, No. 8.

Howell, W. H. (1891): The life-history of the formed elements of the blood, especially the red blood corpuscles. Journ. of Morpholog., Bd. 4.

Jolly, J. (1905 a): Sur la forme des globules rouges des mammifères. C. r. Soc. Biol. Par., T. 58.

Derselbe (1905 b): Sur la formation des globules rouges des mammifères. C. r. Soc. Biol. Par., T. 58 und C. r. Assoc. Anatom., Genève 1905.

Derselbe et Stini, J. (1905): Sur les modifications histologiques du sang après les hémorrhagies. C. r. Soc. Biol. Par., Bd. 59, S. 207.

Kaiserling, C. und Germer, R. (1893): Über den Einfluss der gebräuchlichen Konservierungs- und Fixationsmethoden auf die Grössenverhältnisse tierischer Zellen. Virch. Arch., Bd. 133.

Loewenthal, W. (1902): Versuche über die körnige Degeneration der roten Blutkörperchen. Deutsch. medic. Wochenschr., No. 15.

Lutoslawski, K. (1904): Die basophilen Granula der Erythrocyten. Inaug.-Diss., Zürich.

Mandl (1838): C. r. hebd. d. Séanc. de l'Acad. d. Sc., Bd. 7, S. 1060.

Meves, Fr. (1905): Kritische Bemerkungen über den Bau der roten Blutkörperchen der Amphibien. Anat. Anz., Bd. 26, No. 20/21.

Meyer, E. und Speroni, D. (1906): Über punktierte Erythrocyten. Münch. medic. Wochenschr., No. 17.

Milne-Edwards (1857): Léçons sur la Physiologie, Bd. I, S. 46.

Müller, H. F. (1896): Über einen bisher nicht beobachteten Formbestandteil des Blutes. Centralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat., Bd. 7, No. 13.

Nägeli (1904): Über die Entstehung der basophil gekörnten roten Blutkörperchen. Münch. medic. Wochenschr., No. 5.

Nasse, H. (1842): Blut. In R. Wagners Handwörterbuch der Physiologie.

Pappenheim, A. (1895): Die Bildung der roten Blutscheiben. Inaug.-Dissert., Berlin.

Derselbe (1900): Von den gegenseitigen Beziehungen der verschiedenen farblosen Blutzellen zueinander. Virch. Arch., Bd. 160.

Pascucci, O. (1905): Die Zusammensetzung des Blutscheibenstromas und die Hämolyse. Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol., Bd. 6.

Pol, R. (1905): Studien zur pathologischen Morphologie der Erythrocyten, insbesondere bei der Schwefelkohlenstoff- und Phenylhydrazinvergiftung. Inaug.-Dissert., Heidelberg.

Rosin, H. und Bibergeil, E. (1904): Über vitale Blutfärbung und deren Ergebnisse bei Erythrocyten und Blutplättchen. Zeitschr. f. klin. Medic., Bd. 54.

Růžička, V. (1903): Beiträge zur Kenntnis des Baues der roten Blutkörperchen. Anat. Anz., Bd. 23.

Derselbe (1905): Cytologische Untersuchungen über die roten Blutkörperchen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67, H. 1.

Derselbe (1906): Kritische Bemerkungen zur Frage der Membran und der inneren Struktur der Säuger-Erythrocyten. Anat. Anz., Bd. 28, No. 17/18.

Schaudinn, Fr. (1903): Studien über krankheitserzeugende Protozoen II. Plasmodium vivax (Grassi und Feletti), der Erreger des Tertianfiebers beim Menschen. Arb. a. d. K. Gesundheitsamt, Bd. 19.

Schmauch, G. (1899): Über endoglobuläre Körperchen in den Erythrocyten der Katze. Virch. Arch., Bd. 156.

Schmidt, P. (1903): Ein Beitrag zur Frage der Blutregeneration. Münch. medic. Wochenschr., No. 13.

v. Schrötter, H. (1906): Beitrag zur Mikrophotographie mit ultraviolettem Licht nach Köhler. Virch. Arch., Bd. 183.

Schwalbe, E. und Solley, J. B. (1902): Die morphologischen Veränderungen der Blutkörperchen, speziell der Erythrocyten bei der Toluylendiaminvergiftung. Virch. Arch., Bd. 168.

Weidenreich, Fr. (1902): Studien über das Blut etc. I. Form und Bau der roten Blutkörperchen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 61.

Derselbe (1904): Die roten Blutkörperchen. I. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., 13. Bd., 1903.

Derselbe (1905 a): Über die Formen der Säuger-Erythrocyten und die formbestimmenden Ursachen. Folia haematolog., Bd. 2. No. 2.

Derselbe (1905 b): Die roten Blutkörperchen. II. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., 14. Bd., 1904.

Derselbe (1905 c): Einige Bemerkungen über die roten Blutkörperchen. Anat. Anz., Bd. 27, No. 24.

Derselbe (1905 d): Studien über das Blut etc. III. Über den Bau der Amphibienerythrocyten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 66.

Derselbe (1906 a): Eine neue einfache Methode zur Darstellung von Bluttrockenpräparaten. Folia haematolog., Bd. 3, No. 1 und Münch. med. Wochenschr., No. 8, S. 384.

Derselbe (1906 b): Zur Morphologie der Blutplättchen. Verh. d. Anat. Gesellsch. z. Rostock, 1906.

Welcker, H. (1864): Grösse, Zahl, Volumen, Oberfläche und Farbe der Blutkörperchen bei Menschen und Tieren. Zeitschr. f. rat. Medic., 3. R., Bd. 20.

Derselbe (1872): Modelle zur Erläuterung der Form, des Volumens und der Oberflächenentfaltung der Wirbeltiere. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 8.

Wharton-Jones, T. (1846): The blood-corpuscles considered in its different phases of development in the animal series. Memoirs I. Vertebrata. Philos. Transact. Roy. Soc. Lond., P. II, S. 63.

Erklärungen der Figuren auf Tafel XVI und XVII.

Fig. 1. Menschliche Erythrocyten (Blut des Verfassers). Napfformen. Osmiumdampf-Fixation — Gentianaviolett-Färbung. Zeiss Ap. 2 mm. Oc. 6.

Fig. 2. Objekt wie oben. Geldrollen- und Maulbeerform. Osmiumdampf-Fixation — Eosinfärbung. Zeiss Ap. 4 mm, Oc. 6.

Fig. 3. Objekt: das gleiche. Beginnende Geldrollenbildung. Osmiumdampf-Fixation — Gentianaviolett-Färbung. Zeiss Ap. 2 mm. Oc. 6.

Fig. 4. Erythrocyten vom Auchenia lama. Flächen- und Kantenansichten. Osmiumdampf-Fixation — ungefärbt. Zeiss Ap. 2 mm, Oc. 6.

Fig. 5. Dasselbe Objekt. Geldrollenbildung.

Fig. 6. Menschliche Erythrocyten von gemischtzelliger Leukämie. Chromatinstäubchen. Die etwas dunkler gehaltenen Körperchen sind polychromatophil. Agarmethode — Osmium-Fixation — Giemsasche Färbung. Zeiss Ap. 2 mm, Oc. 8.

Fig. 7. Menschliche Erythrocyten (Blut des Verfassers). Chromatinstäubchen. Osmiumdampf-Fixation — Giemsasche Färbung. Zeiss Ap. 2 mm, Oc. 8.

Fig. 8. Objekt und Technik wie bei Fig. 8. Zeiss Ap. 2 mm, Oc. 12.

Fig. 9. Erythrocyten aus dem Blute eines 2 Tage alten Kätzchens. Kernreste (punktierte Erythrocyten Jollys). Osmiumdampf-Fixation — Giemsasche Färbung. Zeiss Ap. 2 mm, Oc. 8.

Fig. 10. Objekt, Technik und Vergrösserung wie bei Fig. 9. Plattgedrückte Erythrocyten mit Kernresten.

Fig. 11. Menschliche Erythrocyten aus dem Leberblut eines 3½ Monate alten Fötus. Übergänge von Kernfragmenten und -resten zu Chromatinstäubchen. Osmiumdampf-Fixation — Färbung: Hämatein, Eosin. Zeiss Ap. 2 mm, Oc. 8.

Fig. 12. Erythrocyten aus dem Blute eines normalen, ausgewachsenen Meerschweinchens. Basophile Körnelung. Osmiumdampf - Fixation — Giemsasche Färbung. Zeiss Ap. 2 mm, Oc. 12.

Fig. 13. Objekt wie bei Fig. 12. Vital dargestellte basophile Granulationen. Neutralrotfärbung nach Rosin und Bibergeil. Zeiss Ap. 2 mm, Oc. 12.

Fig. 14. Objekt, Technik und Vergrösserung wie bei Fig. 13. Toluidinblaufärbung.

Fig. 15. Objekt und Technik wie bei Fig. 12. Endstadien basophil gekörnter Erythrocyten. Zeiss Ap. 2 mm, Oc. 8.

Fig. 16. Menschliche Erythrocyten (Blut des Verfassers). Pseudostrukturen. Vitale Methylviolettfärbung nach Rosin und Bibergeil. Zeiss Ap. 2 mm, Oc. 8.

Die „minimalen Räume“ im Körper.

Von

P. Schiefferdecker.

Es ist wahrscheinlich, dass es im Körper Spalträume gibt, welche so fein sind, dass sie mit unseren Mikroskopen nicht erkennbar sind. Trotzdem sie so fein sind, ist man genötigt, anzunehmen, dass diese Räume für die Ernährung bestimmter Gewebsteile von grosser Bedeutung sind. Ich habe schon im Jahre 1887 einen solchen Raum beschrieben (5), den „periaxialen Spaltraum“ der markhaltigen Nervenfaser, und bin vor kurzem in einer neueren Arbeit (6) wieder auf diese Frage bei der Besprechung des Baues der Nervenfaser eingegangen. In einem Vortrage, den ich am 21. Mai dieses Jahres in der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde in Bonn hielt, habe ich dann allgemeiner über das Vorkommen von „minimalen Räumen“ im Körper gesprochen und möchte auch in dieser kurzen Arbeit die Aufmerksamkeit der Forscher auf diese, meiner Meinung nach, so wichtigen Räume lenken. Gut ausgesprochene Beispiele für diese „minimalen Räume“ finden wir in der Bindegewebsgruppe und im Nervengewebe. Eins der klarsten Beispiele liefert das Knochengewebe. Die feste Knochenmasse ist bekanntlich ausser von den Haversschen Kanälchen durchsetzt von einem ausserordentlich reichen Netzwerke, das aus den Knochenlücken und den von diesen ausgehenden, sie untereinander verbindenden feinen Kanälchen besteht. In den Knochenlücken liegen die Knochenzellen und in den Kanälchen die Fortsätze dieser, die mit denen benachbarter Zellen anastomosieren. Sehr schöne Bilder von solchen Knochenzellen und den Anastomosen zwischen ihren Fortsätzen hat uns Vivante (4) gegeben. Vorher schon hatte Renaut (1. p. 491 ff.) in seinem schönen Werke nachgewiesen, dass die Knochenzellen weithin in die Kanälchen ihre Fortsätze hineinschicken, mit anderen Zellen anastomosieren, und dass sowohl die Zellen wie ihre Fortsätze die Lücken und Kanälchen, in denen sie liegen, völlig ausfüllen. Auch ich habe in meiner Gewebelehre (2, S. 305) nach meinen Präparaten angenommen, dass die Knochenzellen die Lücken vollständig aus-

füllen: ich sagte: „der Raum zwischen dem Zelleib und der Wand der Knochenhöhle kann meiner Meinung nach nur ein sehr schmaler Spalt sein.“ Nun ist es zweifellos, dass durch dieses Lücken- und Kanälchenwerk fortwährend ein Flüssigkeitsstrom hindurchgehen muss, in welchem einmal die aus den Blutgefässen ausgetretene Ernährungsflüssigkeit enthalten ist, die den Knochenzellen zugeführt wird, und in dem weiter die Abscheidungsstoffe dieser Zellen fortgeführt werden. Dass dieser Strom innerhalb der Zellkörper und ihrer Fortsätze geleitet werden sollte, ist so unwahrscheinlich, dass man diese Annahme ruhig beiseite lassen kann; es bleibt also nur übrig, anzunehmen, dass der Strom hindurchgeht zwischen den Zellen mit ihren Fortsätzen einerseits und der Wand der Knochenlücken und der Knochenkanälchen andererseits. Wenn es also auch durchaus den Anschein hat, als ob diese Lücken und Kanälchen von den Zellen und ihren Fortsätzen völlig erfüllt würden, so ist man doch genötigt, anzunehmen, dass zwischen ihnen und der Wand ein sehr feiner Spaltraum existiert. Dass dieser für die Ernährung des gesamten Knochengewebes von der grössten Bedeutung sein muss, geht aus dem eben Gesagten hervor. Ganz ähnlich liegen nun die Verhältnisse in dem Bindegewebe. Hier finden wir, deutlich ausgeprägt in dem festeren, geformten, weniger deutlich ausgeprägt in dem lockeren, ungeformten Bindegewebe, das bekannte Saftlückennetz, d. h. ein Netz von Lücken und Kanälchen, in welchem wieder die Bindegewebszellen mit ihren Fortsätzen sich befinden. Je fester die Grundsubstanz des betreffenden Gewebes ist, um so deutlicher tritt dieses Saftlückennetz hervor, um so deutlicher sieht man die Konturen desselben. Im Prinzipe haben wir hier also dasselbe wie im Knochengewebe, nur werden die Konturen immer undeutlicher, je weicher die Grundsubstanz ist. Auch hier füllen, nach unseren Kenntnissen, die Zellen und ihre Fortsätze das gesamte Netz völlig aus. Bei der Besprechung der Lehre von den Saftkanälchen, wie sie v. Recklinghausen aufgestellt hat, sagt v. Ebner (3, S. 684): „Der schwache Punkt dieser Lehre ist der Nachweis der selbständigen Spalten zwischen den Zellkörpern und deren Ausläufern einerseits und der Grundsubstanz andererseits im lebenden Gewebe, ein Nachweis, der von niemanden erbracht wurde.“ Weiter sagt v. Ebner bei der Besprechung der Silberbilder (3, S. 684 u. 685) das folgende:

„Stellt man sich die hellen Räume als von Flüssigkeit erfüllt vor, so hätte man anschaulich den Zusammenhang von Lymph- und Blutkapillaren vor sich. Allein in Wirklichkeit ist das Bild ganz anders zu deuten. Die anscheinenden Saftkanälchen sind nichts anderes, als die Negativbilder von Bindegewebszellen, welche gerade so wie die Endothelzellen, wenn man lebendes Gewebe mit verdünnten Silbernitratlösungen behandelt, dieselben in das Protoplasma nicht eindringen lassen, während die Zwischensubstanz zwischen den Zellen sowohl in den Lymphkapillaren (Endothelzellengrenzen) als im Bindegewebe (Grundsubstanz) das Silbersalz aufnimmt und sich am Lichte schwärzt. Die anscheinend leeren Räume des Silberbildes sind also in Wirklichkeit protoplasmatische Zellkörper und daher keineswegs ein Kanalsystem. Ganz ähnliche, anastomosierende, sogenannte Saftkanälchen erhält man auch in der, der Blut- und Lymphgefässe entbehrenden Cornea, welche hier ebenfalls den Negativbildern der anastomosierenden Protoplasmakörper, den Corneazellen oder Corneakörperchen entsprechen. Die Silberbilder können für die Existenz von wirklichen Saftkanälchen, d. h. von mit Flüssigkeit erfüllten Spalten nichts beweisen, sie zeigen im Gegenteil, dass verdünnte Silbernitratlösungen in Räume, welche von lebenden Zellen erfüllt sind, nicht eindringen. Die Injizierbarkeit der Saftkanälchen der Cornea kann ebenfalls nicht für die Präexistenz der Saftkanälchen ins Gewicht fallen, da ja eine Verdrängung und Zertrümmerung von weichen Zellen durch Injektionsdruck leichter sich vollziehen wird, als die des relativ festeren Gewebes der Grundsubstanz. Ganz und gar nicht fügt sich in die Lehre von den Saftkanälchen der Bau des typischen Hyalinknorpels, der nur rundliche oder abgeplattete, in weitaus den meisten Fällen nirgends anastomosierende Zellen zeigt, die — wie man hier am lebenden Gewebe zweifellos sehen kann — die Höhlen der Grundsubstanz, in welchen sie liegen, vollständig ausfüllen.“ Sodann weiter: „Im typischen Hyalinknorpel gibt es weder Blut noch Lymphgefässe. Die Ernährungsflüssigkeit kann hier nur durch die Grundsubstanz selbst zu den Zellen gelangen und zwar zwischen den feinen Fäserchen derselben und durch die Kapseln, welche die Zellen umhüllen, wobei von einem regelmässigen Strome keine Rede sein kann. Dasselbe gilt auch für die Hornhaut, für welche insbesondere die Versuche von L e b e r experimentell zeigten, dass ein Flüssig-

keitsstrom durch die Saftkanälchen bei Filtrationsversuchen mit der lebenden Cornea nicht stattfindet. Was für diese Gewebe gilt, darf wohl auch auf die anderen Bindesubstanzen übertragen werden." Auf Seite 790 sagt v. Ebner bei der Besprechung der Cornea sodann: „v. Recklinghausen hält auch in seiner letzten Mitteilung (in Anat. Anz., Bd. 3, S. 612) noch an den Saftkanälchen fest; es wird jedoch auch bei dem besten Willen seine erste Aufstellung nur in sehr beschränkter Weise sich retten lassen. Mit Recht behauptet Koelliker, wie auch Kühne, Engelmann, Rollett, Ranvier u. a., dass die Hornhautkörperchen einer normalen Hornhaut die Lücken in der Grundsubstanz ganz erfüllen und dass sonach kein Grund vorliegt, diese Lücken besonders zu bezeichnen. Hiermit soll jedoch nicht gesagt sein, dass diese Lücken sich nicht injizieren lassen oder dass nicht auch unter anderen Umständen fremde Elemente unter teilweiser Verdrängung der Hornhautzellen in sie einzutreten imstande seien, wie dies in der Tat auch Engelmann von den wandernden Zellen gesehen hat. Noch weiter als v. Recklinghausen geht in der Verteidigung eines besonderen Saftkanalsystems, teilweise auf die Befunde Schweigger-Seidels sich stützend, G. Schwalbe (in Anat. d. Sinnesorg., S. 156), indem dieser Forscher den fixen Hornhautzellen den Charakter von plättchenartigen, da und dort mit seitlichen Flügeln versehenen, jedoch nicht anastomosierenden Gebilden zuschreibt und die von anderen Autoren beschriebenen Fortsätze als Niederschläge betrachtet. Doch ist diese Ansicht mit den gesicherten Erfahrungen über die Natur der Hornhautzellen nicht vereinbar." Ich habe hier die Ansicht von v. Ebner ausführlicher mitgeteilt, da in ihr ein kurzer Extrakt der neueren Literatur zu sehen ist, zugleich mit der eigenen Ansicht eines hervorragenden Histologen. Auch H. Virchow spricht sich in seiner neuesten Arbeit über die Cornea dahin aus, dass die Lücken von den Zellen in der Cornea völlig erfüllt sind (12, S. 158), und dass in der Anordnung des Zellgerüstes keine Züge erkennbar sind, welche auf eine Strombahn mit bestimmter Richtung bezogen werden könnten. Wir sehen also, es existiert in dem Bindegewebe ein System von Lücken, die durch Kanälchen anastomosieren, und dieses wird ausgefüllt von den Bindegewebszellen und ihren Fortsätzen; so völlig ausgefüllt, dass irgend welche

Spalträume nicht zu erkennen sind. v. Ebner meint daher, um die notwendig anzunehmende Zirkulation des Säftestromes zu erklären, dass dieser überall durch die Grundsubstanz hindurchgehe. Dass durch die Grundsubstanz des Bindegewebes ein Saftstrom hindurchzieht, kann man wohl mit Sicherheit annehmen, eine andere Frage ist es aber, wie weit man ihn als für die Ernährung der Zellen bestimmt und notwendig anzusehen hat.

Zunächst spricht gegen die Annahme von v. Ebner das Verhalten des Knochens. Dass bei diesem der nötige Saftstrom durch die Grundsubstanz hindurchgehen soll, ist äusserst unwahrscheinlich. Wenn beim Knochen aber das Lückensystem zur Zirkulation des Saftstromes genügt, dann ist es nicht einzusehen, warum es bei dem Bindegewebe nicht genügen soll, und man braucht dann die durch die Grundsubstanz hindurchgehenden Ströme hier nicht zu Hülfe zu nehmen. Nun aber der Knorpel. Wie wir eben gesehen haben, nimmt v. Ebner an, dass im typischen Hyalinknorpel die Ernährungsflüssigkeit nur durch die Grundsubstanz selbst zu den Zellen gelangen kann und zwar zwischen den feinen Fäserchen derselben und durch die Kapseln, welche die Zellen umhüllen. Hier wäre nun zunächst zu bedenken, dass es bei bestimmten niederen Tieren, so bei Sepia, bei Stör, einen Hyalinknorpel mit stark verästelten Zellen gibt, die untereinander anastomosieren; hier haben wir also wieder ein System von Lücken und Kanälchen, woraus folgt, dass eine Zirkulation der Ernährungsflüssigkeit resp. der Abfuhrstoffe durch die Grundsubstanz keine prinzipielle Eigentümlichkeit des Knorpelgewebes darstellt. Was den Hyalinknorpel der höheren Tiere anlangt, mit seinen unverästelten Zellen, so ist es richtig, dass man in ihm von einem Saftlückennetze nichts sehen kann. Es ist aber ebenso unzweifelhaft nachgewiesen worden, dass in dieser scheinbar ganz homogenen Grundsubstanz durch Behandlung mit Alkohol, mit Äther-Collodium und durch Färbung nach Alkoholbehandlung sehr eigenartige Bildungen deutlich sichtbar zu machen sind, welche dafür sprechen, dass die scheinbar so homogene Grundsubstanz in Wirklichkeit durchaus nicht so homogen ist. Ich verweise dieserhalb auf die beiden Arbeiten von Wolters (1891 [7, 8]), welcher unter meiner Leitung arbeitete, und auf das, was ich in meiner Gewebelehre (2, S. 287 ff.) gesagt habe. Ich würde an dem damals Gesagten noch jetzt festhalten und

annehmen, dass die Grundsubstanz des Hyalinknorpels von mehr oder weniger ausgebildeten Streifen durchsetzt ist, welche die Zellen untereinander mit dem Perichondrium und mit eventuell in der Knorpelsubstanz enthaltenen Blutgefässen verbinden. Diese Streifen würden so beschaffen sein, dass sie dem Saftstrome einen geringeren Widerstand entgegensetzen als die Umgebung und würden in diesem Sinne als Saftbahnen aufzufassen sein, Saftbahnen, in denen natürlich keine Zellfortsätze liegen würden, die nicht scharf gegen die Umgebung abgegrenzt sein würden, und die nicht injizierbar sein würden. Die Knorpelzellen selbst würden im frischen Zustande ihre Höhlen genau so ausfüllen, wie die übrigen bisher besprochenen Zellen auch. Diese „Saftbahnen", wie man sie nennen könnte, würden also von den „Saftkanälchen" wesentlich verschieden sein, da keine Zellfortsätze in ihnen liegen. Sie würden einfach als Differenzierungen der den Saftstrom im Sinne von v. Ebner leitenden Grundsubstanz anzusehen sein. Differenzierungen, welche eine leichtere Strömung an bestimmten Stellen erlauben und würden nicht immer gleich stark entwickelt sein. Die Cornea würde sich ganz ebenso verhalten wie das Bindegewebe sonst. Ähnlich wie der Knochen würde sich auch das Zahnbein verhalten, soweit die Zahnfasern in ihren Kanälchen liegen. In allen diesen Geweben würde man also annehmen müssen, dass ein sehr schmaler Spaltraum zwischen der Grundsubstanz und der Zelle, eventuell den Fortsätzen dieser, übrigbleibt, in welchem ein Saftstrom zirkulieren kann.

Aus dem bisher Gesagten würde folgen, dass ein offenes Saftkanalsystem im Sinne von v. Recklinghausen nicht existiert. Die für dieses in Anspruch genommenen Lückensysteme würden in der Tat nichts weiter sein als die zur Aufnahme der Zellen nötigen Räume in der Grundsubstanz, die man aber dessenungeachtet praktischer Weise doch als Lücken und Kanälchen noch besonders bezeichnen kann, denn sie sind eben als besondere Bildungen der Grundsubstanz nachzuweisen. Trotzdem dieses Lückensystem nun von den Zellen und ihren Fortsätzen erfüllt ist, würde in ihm dennoch ein Saftstrom zirkulieren, so dass die von v. Recklinghausen gemachte Annahme von der Bedeutung des Saftlückensystems, wenigstens bis zu einem

gewissen Grade, aufrecht erhalten werden kann. Die Breite der feinen Spalträume, in denen diese Zirkulation vor sich geht, wird sehr verschieden sein können, je nach dem Zustande der Zellen. Schrumpfen die Zellen, so können die Spalträume sehr breit werden, meist aber werden sie so schmal sein, dass sie für unsere Vergrösserungen kaum sichtbar oder ganz unsichtbar sind. Die Kraft für die Fortbewegung der Flüssigkeit in dem Spaltraume kann erstens geliefert werden durch den Druck, unter welchem die aus den Gefässen austretende Ernährungsflüssigkeit steht (wie weit dieser Druck wirklich mitwirken wird, ist sehr schwer zu sagen), und zweitens durch die eigene Tätigkeit der Zellen, welche Nahrungsstoffe aktiv in sich aufnehmen und Ausscheidungen aktiv abgeben. Hasse (13) hat in einer Arbeit die Muskelbewegung als wesentliches Moment herangezogen. Dass das innerhalb und zwischen den Muskeln befindliche Bindegewebe durch die Zusammenziehung dieser derartig beeinflusst werden kann, dass eine Fortbewegung der in ihm enthaltenen Flüssigkeiten nach einer bestimmten Richtung hin gefördert wird, ist wohl möglich. Indessen ist es immerhin nicht so leicht, anzunehmen, dass die in diesen feinen Räumen in ganz verschiedenen Richtungen das Bindegewebe durchziehende Flüssigkeit stets durch diesen Muskeleinfluss weitergeschoben wird. Wenn man einfach eine direkte Durchtränkung der Grundsubstanz mit der Ernährungsflüssigkeit annimmt, wie das Hasse ja allerdings auch tut, ohne auf die Saftbahnen Rücksicht zu nehmen, dann liegt die Sache weit einfacher, und es ist wohl möglich, dass in solchem Falle in der Tat die Muskelzusammenziehung wesentlich mitwirken kann. Wenn man aber annimmt, dass der Hauptsaftstrom durch die vorgezeichneten Bahnen geht, so wird der Einfluss der Muskulatur wahrscheinlich als ein sehr viel geringerer anzusehen sein. Was den Knorpel anlangt, so hat Hasse eine sehr vollkommene Ernährung der Zellen auf dem Wege der Imbibition der Kittsubstanzen angenommen. „Allein auch das Herausdringen ist gesichert (so sagt er, 13, S. 58) und zwar, wie ich mich überzeugt halte, durch Vermittlung der Saftkanäle oder Safträume des umgebenden bindegewebigen, weichen Perichondrium, an welches sich entweder Muskeln mit ihren Fascien anlehnen, oder an welches sich Muskelfasern direkt oder indirekt anheften. Ziehen sich die Muskeln zusammen oder erschlaffen dieselben, so

wird sowohl bei einer Anlagerung, als bei einer Anheftung derselben an das Perichondrium das Saftraumsystem innerhalb desselben notwendig verändert, je nachdem erweitert oder verengt, ganz abgesehen von der gleichen Wirkung auf die Blutgefässe. Die seröse Flüssigkeit, welche sich in diesen Räumen befindet, muss also entweder aspiriert oder an andere Orte verdrängt werden, und im ersteren Falle bei der Erweiterung der Saftlücken können wir voraussetzen, dass dadurch das Austreten der imbibierten Ernährungsflüssigkeit des Knorpels in dieselben bewirkt wird. Einfacher noch gestaltet sich die Sache bei den Knochen. Auch bei diesen lehnen sich Muskeln an das Periost, oder setzen sich direkt oder indirekt an dasselbe an. Sie müssen deshalb auf die Safträume der Beinhaut denselben Einfluss ausüben, wie bei der Beinhaut des Knorpels. Da nun aber aller Grund vorliegt, anzunehmen, dass das seröse Kanalsystem des Knochens, das System der Knochenkanälchen, welche die Ernährungsflüssigkeit infolge der Oberflächenansaugung erfüllt, mit den Safträumen des Periostes in Verbindung steht, so ist das Abströmen der serösen Ernährungsflüssigkeit aus dem starren Knochen durch die Aktion der Skelettmuskulatur in vollkommener Weise gesichert.“ Es ist durchaus möglich, dass die hier vorgetragene Anschauung von Hasse in der Tat beim Knorpel und beim Knochen insoweit zu Rechte besteht, als die Muskeln die Strömung befördern werden, trotzdem möchte ich aber doch die von den Zellen selbst gelieferte Kraft als hauptsächlich wichtig ansehen. Haben wir doch Stellen, an denen eine Muskelwirkung vollkommen ausgeschlossen ist, so z. B. in der Cornea. Allerdings sagt Hasse: „Dasselbe gilt auch meines Erachtens für die Gelenkflüssigkeit, für die serösen Flüssigkeiten der Bauch-, Brust-, der Perikardialhöhle, sowie der vorderen Augenkammer. Durch die Bewegung der Gelenkmuskeln, der Muskeln an der Bauchwand, des Zwerchfelles, des Herzens und des Ciliarmuskels werden luftleere Räume erzeugt, in welche hinein die serösen Flüssigkeiten gesogen werden, um von da in der nächsten Phase wieder andere Orte aufzusuchen.“ Ob diese Annahme für die Gelenkknorpel, für die Cornea wirklich als richtig anzusehen ist, erscheint mir sehr zweifelhaft, jedenfalls aber würde es sich immer nur um eine Hülfskraft handeln.

Wenn ich hier von der Tätigkeit der Zellen gesprochen

habe, so verstehe ich darunter die Fähigkeit der Zelle, durch eine ihr innewohnende Kraft Nahrungsstoffe in sich aufzunehmen und Stoffwechselprodukte auszuscheiden. Ich will an dieser Stelle nicht näher darauf eingehen, wie weit hierbei chemische oder physikalische Kräfte und von welcher Art in Frage kommen, es genügt hier, dass es eine der Zelle innewohnende Kraft gibt, welche die genannten Tätigkeiten auszuführen imstande ist. Ob man dabei anzunehmen hat, dass die Bindegewebszelle auch ihre Form und Grösse zu verändern vermag, ist sehr schwer zu sagen. An der normalen Bindegewebszelle sind irgendwelche aktive Bewegungen bis jetzt nicht nachzuweisen gewesen. Man könnte ja aber daran denken, dass während des Stoffwechsels eine geringe Grössenzunahme bei der Nahrungsaufnahme und eine geringe Grössenabnahme bei der Ausscheidung vorkommt, die so gering sind, dass sie bisher unbeobachtet blieben, die aber bei den minimalen Räumen, um die es sich hier handelt, doch von Bedeutung sein könnten. Dies ist aber nur eine Möglichkeit, man weiss darüber nichts.

Der wesentliche Grund für die Entstehung von besonderen „Saftbahnen“ oder „Saftlückensystemen“ scheint mir in der Beschaffenheit der Grundsubstanz zu liegen. Während der Entwicklung liegen die Bindegewebszellen ja zuerst so dicht aneinander, dass eine Zwischensubstanz kaum vorhanden ist. Die erste Zwischensubstanz, welche sich bildet, ist ausserdem so flüssig, dass von gesonderten Saftbahnen in ihr ebenfalls nicht die Rede sein kann. Erst später, wenn die Entfernung zwischen den Zellen grösser geworden ist, und wenn die Zwischensubstanz an Konsistenz zugenommen hat, wird die Notwendigkeit für die Ausbildung besonderer, besser leitender Wege, mehr und mehr hervortreten. Ganz gut kann man diese Verhältnisse auch am Nabelstrange verfolgen. Während man hier zunächst die bekannten verästelten Zellen in einer sehr weichen Grundsubstanz liegend findet, ohne dass man irgendwelche Saftlücken nachweisen kann, vermag man bei älteren Nabelsträngen, in denen die Grundsubstanz erheblich an Festigkeit zugenommen hat, wohl Saftlücken zu sehen. Man wird also annehmen müssen, dass zunächst die Grundsubstanz für die Stoffwechselflüssigkeiten derartig leicht durchgängig ist, dass eine besondere Bahn für dieselben wenigstens nicht sichtbar zu machen ist; ob sie trotzdem vor-

handen ist, weiss man ja nicht. Später aber tritt eine solche Bahn mehr und mehr hervor; natürlich nur in der Breite und Ausdehnung, wie sie gerade notwendig ist; sie bildet sich ja nur durch die Notwendigkeit. In dieser Weise muss man sich natürlich auch, wie ich das oben schon hervorgehoben habe, jene Saftbahnen im Knorpel entstanden denken, welche nicht als wirkliche Lücken auftreten, sondern nur als Streifen in der Grundsubstanz, die für die Stoffwechselflüssigkeiten durchgängiger sind als die übrige Grundsubstanz, und die man nur auf ganz bestimmte Weise einigermassen deutlich zu machen vermag. Verästeln sich die Zellen und anastomosieren die Aeste derselben untereinander, so bilden sich auf eine sehr einfache Weise in der Grundsubstanz Kanälchen. Diese treten um so deutlicher hervor, je consistenter die Grundsubstanz ist. So findet man also je nach der Art der Grundsubstanz und je nach dem Stoffwechselbedürfnisse der Zellen des betreffenden Gewebes alle möglichen Arten der Entwicklung der Saftbahnen, von den unscheinbarsten Anfängen an bis zu schön ausgebildeten, komplizierten Lückensystemen. Es ist dabei, wie ich hier noch besonders hervorheben möchte, durchaus anzunehmen, dass von denselben aus bestimmte Stoffwechselprodukte auch in die Grundsubstanz eindringen. Die Zelle hat zuerst die Grundsubstanz gebildet und wird sie auch später voraussichtlich ernähren und beeinflussen. Meiner Meinung nach muss man annehmen, dass die Grundsubstanz ein lebendes Gebilde ist, das unter dem Einflusse der Zelle steht; auch in meiner Gewebelehre (2) habe ich mich schon in diesem Sinne ausgesprochen.

Ausser in den Bindesubstanzen findet man, wie schon erwähnt, derartige feine Spalträume auch im Nervensysteme. In einer Arbeit über den Bau der Nervenfaser (5) habe ich zuerst im Jahre 1887 darauf aufmerksam gemacht, dass man zwischen dem Achsenzylinder und der Markscheide in der markhaltigen Nervenfaser einen für gewöhnlich unsichtbaren, sehr feinen Spaltraum annehmen müsse, den „periaxialen Spaltraum". In einer weiteren Arbeit habe ich im Anfange dieses Jahres ausgeführt, dass man bei der marklosen, aber mit einer Schwannschen Scheide versehenen Nervenfaser ebenfalls einen „periaxialen Spaltraum" annehmen müsse, und bei der markhaltigen, mit einer Schwannschen Scheide versehenen Nervenfaser ausserdem auch

noch einen „perimyelinen Spaltraum“ zwischen Markscheide und Schwannscher Scheide. Alle solche Spalträume können natürlich nur zwischen Gebilden vorkommen, welche völlig unabhängig voneinander sind (im morphologischen Sinne) und sich daher auch direkt voneinander abheben können. Das ist der Fall. Sowohl die Bindegewebszellen mit ihren Fortsätzen wie die Grundsubstanz, sowohl der Achsenzylinder und die Markscheide wie die Schwannsche Scheide sind selbständige, organisierte Bildungen, welche einander nur anliegen, sich aber gegebenenfalls glatt voneinander zu trennen vermögen. Dass dies der Fall ist, sieht man sofort, wenn eine Veränderung der Teile eintritt, durch welche ein Abheben bedingt wird: dann treten deutlich die Räume der Saftlücken hervor, dann sieht man deutlich Räume entstehen zwischen Achsenzylinder und Schwannscher Scheide, zwischen Achsenzylinder und Markscheide, zwischen Markscheide und Schwannscher Scheide. Ich habe in meiner ersten Nervenarbeit (5) das Verhalten des Achsenzylinders zu der Markscheide verglichen mit dem Verhalten der beiden Pleurablätter zueinander. Die Lunge mit dem sie überziehenden Pleurablatte liegt unter normalen Verhältnissen dem parietalen Pleurablatte zweifellos dicht an. Zwischen den beiden Blättern liegt sicher eine ausserordentlich feine Flüssigkeitsschicht, welche eben das leichte Gleiten der beiden Blätter aufeinander gewährleistet. An den Stellen, an denen aus irgend einem Grunde die Blätter auseinanderweichen, so z. B. bei dem Übergange in die Sinus pleurae, wird die Flüssigkeitsschicht an Dicke zunehmen. An den Stellen des engen Aneinanderliegens der beiden Blätter wird sie wahrscheinlich so fein sein, dass sie auf einem Durchschnitte ebenfalls unsichtbar sein würde. Die Blätter sind eben auf ihrer Oberfläche einfach feucht. Wenn wir zwei Blätter feuchten Papiers nehmen und diese aufeinanderlegen, so wird sich zwischen beiden eine feine Flüssigkeitsschicht befinden. Die Blätter sind feucht, weil auf ihrer Oberfläche eine feine Flüssigkeitsschicht liegt. Lege ich die Blätter aufeinander, so verbinden sich die beiden Schichten zu einer. Die Dicke dieser Schicht wird verschieden sein, je nach dem Drucke, durch welchen die beiden Blätter aufeinander gepresst werden. Wird dieser Druck sehr gross, so werde ich die gesamte Flüssigkeit aus den beiden Blättern auspressen können, dann werden die Blätter trocken werden und die Flüssig-

keitsschicht zwischen ihnen wird verschwinden: bei einem mässigen Drucke aber werden die Blätter feucht bleiben und die Flüssigkeitsschicht zwischen ihnen wird nur, je nach der Stärke des Druckes, verschieden dick sein. Im Körper wird es sich immer nur um einen mässigen Druck handeln, die Gewebsteile werden stets hinreichend feucht sein, aber auch hier wird der Druck innerhalb gewisser Grenzen schwanken können, und die Dicke der Flüssigkeitsschicht wird demgemäss verschieden sein. Der Druck der in dem Körper aufeinanderwirkenden Teile wird einmal abhängen von der inneren Spannung der aufeinanderwirkenden Teile, von der „Protoplasmaspannung“, wenn man so sagen darf, und dann von dem in der betreffenden Körpergegend gerade herrschenden Flüssigkeitsdrucke. Ist die Spannung der organisierten Teile, die nicht einfach physikalisch von der Flüssigkeit durchsetzt werden, gering, so wird der Flüssigkeitsdruck überwiegen und die Spalten werden breiter werden und umgekehrt. Ich glaube allerdings nicht, dass die Verhältnisse immer so einfach liegen werden, ich möchte vielmehr annehmen, dass sie oft sehr kompliziert sein werden, besonders auch unter pathologischen Verhältnissen. Hierauf hier näher einzugehen, hat keinen Zweck.

Wenn ich vorher davon gesprochen habe, dass diese feinen Spalträume so fein sein können, ja unter normalen Verhältnissen sogar gewöhnlich so fein sind, dass sie auch bei unseren stärksten Vergrösserungen unsichtbar bleiben, so könnte es scheinen, dass es unmöglich ist, in ihnen eine Zirkulation anzunehmen. Ich möchte indessen annehmen, dass das nicht der Fall ist. Liegen zwei Punkte nicht weiter von einander entfernt als 0,2 μ, so ist es bekanntlich für die besten Mikroskope und die stärksten Vergrösserungen nicht mehr möglich, diese Punkte getrennt zu sehen. Wenn die von mir angenommenen Spalträume also diese Breite besitzen, so wird es physikalisch unmöglich sein, sie als solche zu erkennen. Wie breit sie in Wirklichkeit sind, weiss man nicht, da sie eben unsichtbar sind. Vergleichen wir eine solche Breite des Spaltraumes aber mit der wahrscheinlichen Grösse der Moleküle, so finden wir, dass er im Verhältnis zu dieser immerhin noch breit ist, ja selbst noch dann, wenn seine Breite zehnmal geringer sein sollte. Wir werden also auch in einem so kleinen Spaltraume eine Zirkulation noch annehmen können und dieses um

so eher, da es sich nicht um einen von starren Wänden begrenzten Raum handelt, und da die Wände selbst mehr oder weniger an der Ausscheidung von Flüssigkeit in den Spaltraum teilnehmen und so also auch die nötige Kraft für die Zirkulation liefern.

Ganz anders werden die Verhältnisse aber liegen, wenn pathologische Veränderungen eintreten. Tritt z. B. eine Quellung eines der aneinanderliegenden Gebilde ein, so wird der Spaltraum in mehr oder weniger grosser Ausdehnung und in mehr oder weniger hohem Grade verengert werden können. Noch mehr wird dies der Fall sein, wenn eines der aneinanderliegenden Gebilde derartig verändert wird, dass es sich nicht mehr glatt von dem anderen abheben lässt, sondern an ihm anhaftet, anklebt, oder wenn es Stoffe ausscheidet, welche den Spaltraum verengern oder völlig unterbrechen, event. so beschaffen sind, dass sie ebenfalls an dem anliegenden Gebilde zu haften vermögen. Dann werden auf mehr oder weniger lange Strecken völlige Verlegungen des Spaltraumes möglich sein und als Folge davon eine Unterbrechung der Zirkulation des Stoffwechselstromes, und als Folge hiervon wieder Ernährungsstörungen eintreten können. Alle diese Veränderungen werden ihrer Grösse nach so gering sein können, dass sie unsichtbar bleiben, zumal wenn man nicht besonders an die Möglichkeit des Vorkommens derartiger Veränderungen denkt und die Untersuchung besonders auf sie richtet. So ist es wohl möglich, dass manche Erkrankungen, bei denen man bisher eine morphologische Veränderung in den Geweben nicht hat auffinden können, auf Veränderungen in diesen so feinen Spalträumen zurückzuführen sind. Wie weit das der Fall ist, müssen erst nähere Untersuchungen lehren. Es wird oft nicht leicht sein, nachzuweisen, dass diese feinen Spalträume dabei beteiligt sind, und es wird dies wahrscheinlich zunächst nur dann gelingen, wenn die Räume infolge der Veränderungen so breit werden, dass man sie sehen kann. Von solchen Fällen aus wird man dann event. Rückschlüsse auch auf andere machen können, in denen sie unsichtbar geblieben sind. Es liegt die Sache hier ja ganz ähnlich wie bei dem Auffinden dieser Räume unter normalen Verhältnissen. Ich bin seinerzeit bei der Nervenfaser zu der Annahme dieser Räume auch nur dadurch gekommen, dass ich beobachtete, wie die einzelnen Teile unter bestimmten Umständen sich voneinander abhoben. Ich habe angenommen,

dass der periaxiale Spaltraum für die Ernährung des Achsenzylinders bei der markhaltigen Nervenfaser von grosser Bedeutung sein müsse: die durch die Ranvierschen Einschnürungen hindurchgetretenen Nahrungsstoffe verbreiten sich meiner Meinung nach in dem periaxialen Spaltraume längs des Achsenzylinders und umhüllen ihn so als eine Flüssigkeitsscheide. In diese Flüssigkeitsschicht treten aber natürlich auch die von dem Achsenzylinder abgegebenen Stoffe ein und ebenso die von der Markscheide abgegebenen. Dass sich der Achsenzylinder und die Markscheide während des Lebens gegenseitig beeinflussen, ist sehr wahrscheinlich, wenn man an die starken Veränderungen denkt, welche in der Markscheide eintreten, wenn der Achsenzylinder erkrankt, z. B. wenn er nach Durchschneidung degeneriert. Ein Teil der von dem Achsenzylinder ausgeschiedenen Stoffe muss aber natürlich als unbrauchbar auch wieder aus dem Periaxialraume nach aussen hin entleert werden. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei der marklosen Faser, nur einfacher. Hier werden von den Zellen der Schwannschen Scheide nur bestimmte Stoffe aus der von aussen zutretenden Ernährungsflüssigkeit hindurchgelassen, die dann die Ernährung des Achsenzylinders bewirken; ähnliches gilt für die Ausscheidungsprodukte. Auch bei der markhaltigen Faser wird die Schwannsche Scheide elektiv wirken, dazu wird dann noch die Wirkung der Markscheide mit den Zwischenscheiben und Zwischentrichtern kommen. Sowohl in dem periaxialen wie in dem perimyelinen Spaltraume wird man eine Zirkulation der Stoffe annehmen können. Es ist klar, dass schwere Ernährungsstörungen des Achsenzylinders und vielleicht auch der Markscheide eintreten werden, wenn die Zirkulation in diesen Räumen unterbrochen wird. Das kann nun, wie ich oben schon ausgeführt habe, durch Erkrankung der einzelnen aneinanderliegenden Teile geschehen, es könnte hier aber noch an andere Hindernisse gedacht werden. So wäre es möglich, dass bei jenen eigenartigen Erkrankungen der Caissonarbeiter, bei denen bekanntlich ein Gasaustritt in den Blutgefässen beobachtet worden ist, sich minimale Gasbläschen in diesen Spalträumen bilden und so die Zirkulation in ihnen hemmen. Herr Prof. Rumpf machte mich in der Diskussion zu meinem Vortrage hierauf aufmerksam. Durch die Beobachtungen von L. v. Schrötter (10) ist festgestellt worden, dass bei diesen

Erkrankungen Stickstoffgasblasen im Blute auftreten und so eine Zirkulationsbehinderung eintritt. Solche Gasblasen konnten auch bei Versuchstieren nach rascher Dekompression in den Coronargefässen des Herzens beobachtet werden. L. v. Schrötter (10) und ebenso H. v. Schrötter (11) nehmen daher an, dass das Wesen der sogenannten „Caissonkrankheit“, von den selteneren Hirnerscheinungen abgesehen, in ischaemisch entstandenen, begrenzteren oder disseminierten Nekrosen, namentlich der weissen, in der geringeren Anzahl von Fällen aber auch der grauen Substanz des Rückenmarkes besteht. Die Ischaemie wird bewirkt durch die Gasblasen; von Blutungen ins Gewebe findet man nichts. Die Grösse und Form der Nekroseherde wird durch die Art der Gefässverzweigung (Endarterien der Tractus antero- und posterolaterales) bestimmt. So entstehen Höhlenbildungen, da durch die Nekrose nicht nur die Nervenelemente, sondern auch die Stützsubstanz zugrunde gegangen sind. Diese multiplen, herdweisen Nekrosen treten, wie schon oben bemerkt, insbesondere in der weissen, seltener in der grauen Substanz des Rückenmarkes auf, da diese letztere infolge des grösseren Reichtumes an Kapillaren in der Mehrzahl der Fälle verschont bleibt. Wie H. v. Schrötter (9) hervorhebt, besteht die beste Therapie dieser Erkrankungen in einer möglichst bald ausgeführten Rekompression, infolge deren augenscheinlich die Gasblasen wieder gelöst werden und so die Behinderung in der Blutbahn fortfällt.

Es ist wohl möglich, dass die von den genannten Autoren für die Veränderungen im Rückenmarke angenommene Ursache, die durch die Gasblasen bewirkte Ischaemie, als die alleinige anzusehen ist. In der Tat würde der grössere Gefässreichtum der grauen Substanz, die grössere Möglichkeit von Anastomosen der Blutgefässe es wohl verstehen lassen, dass die Erkrankung hauptsächlich die weisse Substanz befällt. Immerhin ist dabei zu bedenken, dass die graue Substanz auch einer sehr viel reichlicheren Ernährung bedarf als die weisse. So meine ich, wäre es immerhin zu überlegen, ob nicht neben der ja wohl unzweifelhaft vorhandenen Ischaemie auch noch eine andere Ursache für die Erkrankung speziell der weissen Substanz zu finden wäre. Da könnte man dann an eine solche Behinderung der Zirkulation innerhalb der Nervenfasern wohl denken. Vielleicht könnte man

bei der Untersuchung von weiteren derartigen Erkrankungen auf diesen Punkt die Aufmerksamkeit richten.

Herrn Dr. H. v. Schrötter sage ich an dieser Stelle meinen Dank für die freundliche Beantwortung meiner Anfragen und für die Zusendung der oben zitierten Arbeiten.

Wie weit jene feinen Spalten zwischen den Zellen der Epithelien ebenfalls zu diesen „minimalen Räumen“ zu rechnen sind, ist schwer zu sagen. Einmal sind diese Spalten mitunter verhältnismässig recht breit und dann kommen hier Zellbrücken, Kittsubstanz und dergleichen Dinge in Frage, durch welche die Verhältnisse wesentlich geändert werden können. Wir wissen ausserdem über diese hier in Frage kommenden Dinge noch zu wenig, um ihren Einfluss ermessen zu können. Ich will daher auf diese Spalten zwischen den Epithelzellen hier nicht weiter eingehen, lag es mir doch überhaupt nicht so sehr daran, nachzuweisen, wo überall im Körper solche „minimalen Räume“ vorkommen, als daran, die Aufmerksamkeit der Forscher auf diese bisher noch gar nicht beachteten Verhältnisse zu lenken. Ich hoffe, in dieser kurzen Mitteilung so weit wenigstens die Verhältnisse klar gelegt zu haben, dass man diese „minimalen Räume“ und ihre Bedeutung, wenn auch noch nicht als sicher bewiesen, so doch wenigstens als wahrscheinlich vorhanden ansehen wird. Damit aber wäre für das Verständnis der Ernährungsvorgänge im normalen Körper schon viel gewonnen und ebenso auch für das Verständnis so mancher pathologischer Vorgänge. Man würde dann auch zu verstehen vermögen, dass es Vorgänge im Körper gibt, die im Verhältnisse zu den Molekularveränderungen, die wir als die Grundursache unseres ganzen Lebens anzusehen haben, verhältnismässig noch sehr grob sind, die aber dennoch so fein sind, dass unsere optischen Hilfsmittel nicht mehr genügen, um sie uns sichtbar zu machen. Daraus würde dann folgen, dass wir unter Umständen auch dann Veränderungen in den Geweben anzunehmen berechtigt sind, Veränderungen, welche nicht molekularer Natur sind, wo wir solche nicht wahrzunehmen vermögen. Vielleicht dürfte es dann aber doch, wenn die Aufmerksamkeit einmal hierauf gerichtet ist, auf irgend eine Weise gelingen, solche Vorgänge sichtbar zu machen.

Literaturverzeichnis.

1. Renaut, J.: Traité d'histologie practique. T. I. Paris. Rueff & Cie.
2. Schiefferdecker, P. und Kossel, A.: Gewebelehre mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Körpers. Erste Abteilung. Braunschweig. Harald Bruhn 1891.
3. v. Ebner, V.: A. Koellikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. VI. Aufl., Bd. 3, Leipzig. Wilhelm Engelmann 1902.
4. Vivante, R.: Contributo allo studio della fina anatomia del tessuto osseo normale. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 9, S. 394—405, 1892, mit 1 Taf.
5. Schiefferdecker, P.: Beiträge zur Kenntnis des Baues der Nervenfasern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 30, 1887, S. 435—494, mit 1 Taf.
6. Derselbe: Über das Verhalten der Fibrillen des Achsenzylinders an den Ranvierschen Einschnürungen der markhaltigen Nervenfasern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67, 1906, S. 783—798, m. 1 Taf.
7. Wolters, M.: Zur Kenntnis der Grundsubstanz und der Saftbahnen des Knorpels. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37, 1891, S. 492—512, m. 1 Taf.
8. Derselbe: Zur Kenntnis der Grundsubstanz und der Saftbahnen des Knorpels. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 38, 1891, S. 618—621.
9. v. Schrötter, H.: Über die Bedeutung der Rekompression bei Luftdruckerkrankungen. Wien 1899. Nachdruck des gleichnamigen Aufsatzes aus der Monatsschrift für Unfallheilkunde 1898. 8 Ss.
10. v. Schrötter, L.: Zur Kenntnis der Dekompressionserkrankungen. Prager med. Wochenschrift, Bd. 24, Nr. 14, 1899. Im Separatabdruck 17 S. m. 2 Abb.
11. v. Schrötter, H.: Zur Pathogenese der sogenannten Taucherlähmung. Verhandlung der Deutschen pathol. Ges., 8. Tagung, Breslau, 18. bis 21. September 1904, S. 136—138, mit 1 Taf.
12. Virchow, H.: Mikroskopische Anatomie der äusseren Augenhaut und des Lidapparates. Graefe-Saemisch, Handbuch der ges. Augenheilk., Lief. 103 und 104, 1906, 2. Aufl., S. 1—160, mit 48 Fig.
13. Hasse, C.: Über die Ursachen der Bewegung der Ernährungsflüssigkeiten im tierischen Körper. Pflügers Arch., Bd. 33, 1884, S. 52—59.

Über die Entwicklung des Mittelohres von Emys europaea nebst Bemerkungen zur Neurologie dieser Schildkröte.

Von
Dr. phil. Noack.

Hierzu Tafel XVIII und 6 Textfiguren.

Darlegung der Frage und Literarisches.

Die Entstehung des Mittelohres der Reptilien sowohl, wie der Amphibien, vor allen Dingen aber die Bildung des Gehörknöchelchens bildet noch immer einen strittigen Punkt in der Entwicklungsgeschichte dieser Tiere. Eine grosse Zahl der älteren und neueren Anatomen haben die Entwicklung der Gehörknöchelchen bei den verschiedensten Wirbeltieren untersucht, und leider sind ziemlich widersprechende Ansichten als Endresultate dieser Untersuchungen aufgestellt worden. In aller Kürze möchte ich hier zunächst eine Zusammenstellung der hauptsächlichsten Meinungen geben, die dem vortrefflichen Referat E. Gaupps: „Ontogenese und Phylogenese des schall-leitenden Apparates bei den Wirbeltieren“ entnommen, hier aber des besseren Verständnisses wegen kaum zu entbehren sind.

Die ersten verlässlichen Angaben stammen von Rathke (1832), der das Operculum und die Ohr-Columella des Frosches als eine Bildung der Labyrinthwand betrachtet, in einer späteren Arbeit aber (1839) bei der Natter die Entstehung der Ohr-Columella von dem zweiten Visceralbogen ableitet.

Ebenso gehört nach Huxley (1869) die Columella der Sauropsiden zum Hyoidbogen, der ja dem zweiten Visceralbogen entspricht. Er vergleicht die Columella dem Stapes + Incus der Säuger und behauptet diese beiden Teile noch deutlich als Stapes und Suprastapediale (= Incus der Säuger) unterscheiden zu können. Beide Teile seien nun aber bei den Sauropsiden noch kontinuierlich verbunden, während bei den Säugern zwischen beiden ein Gelenkspalt bestehe. Der dritte Abschnitt „Extrastapediale“ der Sauropsiden-Columella, der die Verbindung mit dem Trommelfell vermittle, gehe bei den Säugern zu Grunde.

Als nächster sprach nun Stoehr (1879) die Vermutung aus, dass bei einer Columella, die aus einem Operculum und einem Stiel besteht, der letztere vielleicht dem Zungenbeinbogen entstammt, somit eine derartige Columella eine zusammengesetzte Bildung sei. Diese Vermutung, die in der „Morphology

of the Skull" (1877) schon als Tatsache proklamiert war, ist von Parker noch in mehreren Spezialarbeiten als zu Recht erklärt worden.

Für die Anuren haben Villy (1890), Killian (1890) und Gaupp (1893) bestätigt, dass das Operculum eine rein labyrinthäre Bildung sei, die Columella aber aus einem Strange entsteht, der anfangs von der Labyrinthkapsel zum Quadratum zieht und von der Ohrkapsel aus verknorpelt.

Vorher schon (1889) hatte C. K. Hoffmann bei Embryonen von Lacerta agilis gefunden, dass ein medialer Abschnitt der Columella auris als ein Fortsatz der Labyrinthkapsel entsteht, daher lässt er die Columella sich aus zwei Teilen bilden: Otostapes und Hyostapes. Der weitaus grösste Teil, der Otostapes, soll aus dem mesoblastischen Labyrinth entstehen, der andere kleinere Teil, der Hyostapes, soll ein vom Hyoidbogen abgetrennter Skeletteil sein.

Bis hierhin reichen die älteren Angaben aus dem Gauppschen Referat. In neuerer Zeit sind nun zwei bemerkenswerte Arbeiten erschienen und zwar von Versluys jr. (1903): „Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern" und von Moeller (1905): „Zur Kenntnis der Entwicklung des Gehörknöchelchens bei der Kreuzotter und der Ringelnatter."

Letzterer spricht bei den bezüglich des Gehörorgans weit tiefer stehenden Ophidiern der Columella jedweden hyoidalen Ursprung ab. Nach ihm bildet das Gehörknöchelchen im Gegensatz zu Parker und Hoffmann ein einheitliches Gebilde, das aus dem caudalen Ende der Blastemkapsel des häutigen Labyrinthes entsteht.

Im geraden Gegensatze zu den Ergebnissen von Moeller steht nun Versluys jr. mit seinen Befunden, deren Beschreibung mit einigen Abkürzungen beinahe wörtlich wiedergegeben ist: „Hoffmanns Angaben, dass sich bei jüngeren Lacerta-Embryonen der Stapes nicht gegen die Ohrkapsel abgrenzen lässt, kann ich bestätigen; Aehnliches finde ich auch bei Hemidactylus. Andererseits war bei Platydactylus und Gecko immer eine Abgrenzung möglich, wie Kingsley von Sceleporus beschrieben hat."

Nachdem Versluys dann noch näher auf die einzelnen Unterschiede eingeht und betont, dass seine Präparate nur für Gecko und Pladydactylus, nicht aber für Lacerta und andere Sauropsiden eine Beteiligung der Labyrinthkapsel am Aufbau des Stapes ausschliessen, fährt er folgendermassen fort: „Wohl aber beweisen meine Präparate, dass bei Gecko und Pladydactylus die Fussplatte des Stapes ein vom Labyrinth unabhängig entstehender Skeletteil ist. Und dann wird man doch wohl gezwungen, für die Fussplatte bei allen Lacertiliern eine Entstehung ganz oder grösstenteils von der Labyrinthkapsel aus zu verneinen. Hierin schliesse ich mich Kingsley an."

Wie sich aus dieser literarischen Darstellung ergibt, bieten sich nunmehr für die weiteren Untersuchungen dieser Verhältnisse vor allen Dingen die Hydrosaurier dar, umsomehr, als unsere bisherigen Kenntnisse darüber fast ausschliesslich aus älteren Arbeiten stammen. Geeignetes Crocodilier-Material zu beschaffen dürfte wohl mit nicht geringen Schwierigkeiten verbunden sein. Dagegen

ist mir die Beschaffung eines sehr brauchbaren Schildkröten-Materials gelungen, das dem anatomisch-biologischen Institut zu Berlin entstammt, und für dessen Überlassung ich gleich an dieser Stelle Herrn Geheimrat Prof. Dr. O. Hertwig meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte.

Die erst in neuerer Zeit wieder hervorgetretenen oben näher charakterisierten Meinungsverschiedenheiten über die Entwicklung der Columella rechtfertigen wohl ohne weiteres meine hauptsächlich diese Frage betreffenden Untersuchungen.

Material und technische Methoden.

Aus der Reihe der 15 Schnittserien, die zur Untersuchung gelangten, war bei den den sechs jüngsten Stadien angehörenden noch keine Spur einer Columella-Anlage vorhanden. Die folgende Untersuchung bezieht sich demnach auf neun Serien Embryonen von Emys europaea.

Nach Durchfärbung der durchgeschnittenen Köpfe mit Boraxkarmin wurden dieselben in Paraffinblöcke eingebettet und in dorso-ventraler Richtung in Serien von 10 μ zerlegt. Es wurde dann noch eine Schnittfärbung mit Bismarck-Braun und Bleu de Lyon angewandt zur besseren Differenzierung des Knorpels und des Nervengewebes.

Von zweien der Embryonen wurden nun nach der Bornschen Methode plastische Rekonstruktionen der sämtlichen in Betracht kommenden knorpligen Teile, der Kiementaschen, Gefässe, Nerven und der Knochenanlagen, soweit letztere vorhanden waren, hergestellt einmal, um die Lageverhältnisse der einzelnen Organe zu einander in situ zu konstatieren, vor allen Dingen aber, um den Verlauf der Columella zwischen der knorpligen Labyrinthkapsel und der eigentlichen Mittelohranlage zu bestimmen. Die Schnitte wurden in hundertfacher Vergrösserung projiziert, die Skizzen aus Wachsplatten von 1 mm Dicke ausgeschnitten und unter Anwendung der an sämtlichen Schnitten vorhandenen Richtungsebene zu den Modellen zusammengefügt.

Ergebnisse der früheren Untersuchungen.

Über das Mittelohr der Schildkröten liegen hauptsächlich ältere Angaben vor. Eine sehr genaue anatomische Beschreibung des Gehörorgans der Schildkröten gab zuerst Hasse. Zum besseren Verständnis des Folgenden möchte ich, bevor ich auf die spezielle Entwicklungsgeschichte eingehe, an ihn mich anlehnend, zunächst eine kurze Anatomie des Gehörorgans vorausschicken.

Das Quadratum ist bekanntlich bei allen Schildkröten mit dem Schädel in feste Verbindung getreten. Oberhalb des Proc.

articularis, den das Quadratum an seiner unteren Fläche zur Verbindung mit dem Unterkiefer besitzt, vertieft sich das Quadratum sehr stark und nimmt in sich den vorderen oder äusseren Teil der Paukenhöhle auf, der nach lateral von dem im Quadratum ausgespannten Trommelfell begrenzt wird. In diesen äusseren Abschnitt mündet jederseits die Tube. Die Kommunikation des äusseren mit dem inneren Teil des Cavum tympani wird durch einen Kanal hergestellt, der bei einigen Formen ganz vom Quadratum umlagert wird, bei anderen Formen dagegen, wie auch bei Emys, nur teilweise. Der knöcherne Paukenhöhlenkanal ist z. B. bei Emys nach hinten und unten spaltförmig offen und wird erst durch accessorische Weichteile verschlossen. Nach medial gelangen wir durch den Paukenhöhlenkanal in den inneren Raum der Paukenhöhle, der teils von Knochen, teils von Weichteilen begrenzt sich gegen die Labyrinthkapsel erstreckt. Durch den Kommunikations-Kanal nun tritt die Columella hindurch.

Gaupp schreibt in seiner vorher erwähnten Zusammenstellung: „Alle Autoren schildern die Columella auris als ein einheitliches Gebilde, das einen längeren medialen knöchernen Stiel und eine laterale knöcherne Endscheibe unterscheiden lässt. Der mediale Stiel verschliesst mittels einer Fussplatte die Fenestra vestibuli, die laterale Endscheibe ist in das Trommelfell eingewebt und wird daher auch Insertionsplatte genannt."

Wenn schon in den Entwicklungsgeschichten der Schildkröten von Agassiz und Clark und in dem noch älteren Werke von Rathke von der Entwicklung des häutigen Labyrinthes mit seiner Kapsel wenig mitgeteilt wird, so sind die Angaben über die Bildung des Mittelohres mit seinen zugehörigen Organen noch spärlicher. Nachdem Agassiz bei einem Embryo von Chelonia Midas die frühesten Stadien der Ohrentwicklung als zwei becherartige Vertiefungen an jeder Seite des Kopfes geschildert hat und dann kurz die Bildung und Lage des Vestibulums mit seinen drei Bogengängen beschrieben hat, geht er etwa mit folgenden Worten zur Schilderung des Antevestibulums über: „Das Antevestibulum oder die Paukenhöhle, die den Steigbügel des Ohres enthält, ist sehr breit und in zwei Abteilungen geteilt, eine beinahe kugelförmige, den S. mastoideus, der sich in eine breitere Abteilung, die richtige Paukenhöhle, öffnet. Das Antevestibulum breitet sich sowohl nach vorn als auch nach hinten viel weiter

aus als das Vestibulum. Der Steigbügel, das einzige Gehörknöchelchen, das die Schildkröte besitzt. ist ein kurzer und dicker Knorpelzylinder mit sehr breiten äusseren und inneren Enden.“

Rathke hat nun seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über die Schildkröten an mehreren ausländischen Tieren, aber auch an vier Exemplaren von Emys europaea angestellt. Jedoch auch seine Angaben speziell über den Gehörapparat, die sich auf ein junges und ein erwachsenes Exemplar von Chelonia Midas und zwei ziemlich gleichaltrige Embryonen von Emys europaea beziehen, beschränken sich im wesentlichen auf die Beschreibung der Form und der Lage des Vestibulums mit seinen Anhängen. Nur macht er noch einige für mich unwesentliche Angaben über das Gehörknöchelchen, das er bei den reiferen Embryonen schon vollständig ausgebildet vorfand, so dass er über seine Entwicklung nichts angeben konnte. Rathke schildert das Gehörknöchelchen als einen stabförmigen Knorpel, der an beiden Enden eine fast linsenförmige Anschwellung besitzt. Von letzteren verschliesst die etwa um ein Drittel kleinere die Öffnung des inneren Ohres, während die andere mit ihrer schwach gewölbten äusseren Seite dem Trommelfell anliegt und mit demselben ziemlich fest zusammenhängt.

Als letzter hat wohl Parker, der verschiedene Entwicklungsstadien des Chelone-Schädels untersuchte, eine Reihe Bemerkungen über die Columella gemacht, jedoch kann man über den wichtigsten Punkt, eine etwaige Beteiligung des Hyalbogens an der Columella-Bildung, nichts mit Sicherheit entnehmen. Nach seiner Ansicht muss man genetisch zwei verschiedene Abschnitte der Columella unterscheiden, einen labyrinthären, der die Fussplatte der Columella bildet, und einen hyalen, der den Stiel mit der Endplatte oder Insertionsplatte bildet. Irgend ein Moment, welches die Zugehörigkeit des letzteren Abschnittes zum Hyalbogen ergäbe, ist dagegen bei Parker nicht angeführt.

Nach dem heutigen Standpunkt der Wissenschaft wären demnach drei verschiedene Möglichkeiten für die Entstehung der Columella auris der Schildkröten denkbar. Entweder hat sie rein labyrinthären Ursprung, oder aber rein hyalen Ursprung, und drittens könnte sie ein Gemisch von labyrinthärem und hyalem Ursprung darstellen.

Welche von den drei Ansichten für meine Untersuchungsobjekte die zutreffende ist, werde ich in der folgenden Darstellung auseinanderzusetzen versuchen.

Nachdem so die Entstehungsmöglichkeiten der Columella auris speziell für die Schildkröten erwogen wurden, gehe ich nunmehr zur Darstellung der Untersuchungen selbst über.

Nach einer kurzen Schilderung der äusseren Form des Embryos folgen die an den Schnittserien gewonnenen Beobachtungen, welch letzteren dann bei den beiden betreffenden Serien gleich die Beschreibung der beiden Modelle angefügt wird.

Embryonalstadium VII.

Das Äussere des Embryos.

Dieser Embryo hat in seiner stark gekrümmten Lage eine kranio-kaudale Länge von 12.5 mm. Im Innern der Augenblase ist die Linse bereits als zentraler, weisslicher Körper wahrzunehmen. Die beiden ersten Visceraltaschen kommen nicht mehr zum Durchbruch, was auf dem vorhergehenden Stadium noch der Fall war. Die Anlagen der Gliedmaßen lassen sich schon deutlich als warzenförmige Erhebungen erkennen.

Rings vom Mesenchymgewebe umgeben treten lateral vom Hinterhirn zunächst die Querschnitte des Labyrinthanhanges, dann die der epithelialen Labyrinthblase hervor. Letztere zeigt bereits die Anfänge der Bogengangsbildung. Durch Verdichtung des Mesenchymgewebes bildet sich nach kaudalwärts um die Labyrinthblase herum allmählich das Blastem der Labyrinthkapsel, das durch seine stärkere Färbung von dem embryonalen Bindegewebe leicht zn unterscheiden ist. Von den umgebenden Organen der Labyrinthblase fällt zunächst der mächtig entwickelte N. trigeminus auf. Kurz nach seinem Austritt ans dem Gehirn schwillt er zu einem deutlich in zwei Abschnitte zerlegbaren Ganglion an, das aus dem einen Teil den gegen den hinteren Augenpol verlaufenden R. ophthalmicus abgibt, aus dem anderen Teil einen dicken Strang, der sich bald in den R. supramaxillaris und den R. inframaxillaris teilt. Beide Äste verlaufen kaudalwärts noch eine kurze Strecke neben einander, bis man den R. supramaxillaris zu einer Muskelanlage abbiegen sieht. An der medialen Seite des Kapselblastems erscheint dann das gemeinsame Ganglion des N. acusticus und des N. facialis. Bald verlässt dieses Ganglion

der N. facialis als dichter Zug von Nervenfasern in latero-kaudaler Richtung, um dann an der lateralen Blastemseite zu dem besonderen Ggl. faciale s. geniculi anzuschwellen. Nach ventral und nach dorsal geht vom letzteren Ganglion je ein Nervenast ab. Der zwischen der A. carotis interna und der ersten inneren Schlundspalte nach ventral ziehende Ast bildet den vorderen Hauptstamm oder R. palatinus älterer Embryonen, der vor dem sich bald zeigenden Columellablastem nach dorsal ziehende Ast bildet den hinteren Facialis-Hauptstamm älterer Embryonen. Lateral von der A. carotis interna befindet sich die weite V. capitis lateralis.

Wie ich schon vorher kurz erwähnt hatte, ist dies das erste Stadium, auf dem die erste Kiemenspalte nicht mehr zum Durchbruch gelangt. Den eigentümlichen Vorgang, der mir bei der Verschlussbildung der Kiemenspalte aufgefallen ist, möchte ich am Schluss der Betrachtungen über diese Serie noch eingehender behandeln. Erwähnen möchte ich hier noch, dass, wie aus Tafelfig. I ersichtlich ist, sich lateral von der Spitze der ersten inneren Kiemenspalte das Blastem des Quadratums (Bl. Qu.) zeigt, noch in innigem Zusammenhange mit dem Kieferbogen (K. B.) stehend.

Kurz bevor nun das Blastem des Labyrinthes in dieser Serie zu verschwinden beginnt, bemerkte ich medial von der V. capitis lateralis und vom hinteren Facialisstamme, direkt im Labyrinthblastem, eine nur schwach zu erkennende konzentrische Schichtung von Blastemzellen (Tafelfig. I. Bl. Col.), die ich glaube mit ziemlicher Bestimmtheit als die erste Anlage des Gehörknöchelchens oder der Columella auris bezeichnen zu dürfen. Denn stets werden wir in den älteren Entwicklungsstadien dieselben Lagebeziehungen des Gehörknöchelchens zu den betreffenden Gefässen und Nerven wieder auftreten sehen.

Während nun das Kapselblastem mehr und mehr schwindet, zeigt diese konzentrische Schichtung das Bestreben, sich etwas nach ventral zu verschieben, um sich an die dorsale Wand der Kiemenspalte anzulegen; hier verdichtet es sich bedeutend mehr und dehnt sich an der Wand der Kiemenspalte nach lateral zur Körperoberfläche hin aus (Tafelfig. II und III).

Gerade auch diese Lage zur Kiemenspalte bestärkt mich in der Meinung, dass ich es mit der Columellaanlage zu tun habe. Denn auch bei den späteren Stadien, bei denen eine Verwechselung

des Gehörknöchelchens mit anderen Organen ausgeschlossen ist, werden wir immer wieder die engen Beziehungen des Gehörknöchelchens zur ersten Kiemenspalte wahrnehmen können.

Vom dorsalen Facialisstamme (Tafelfig. III, VII r. d.) trennt sich bald ein feiner Nervenstrang (Ch. ty.) ab, den man bei aufmerksamer Betrachtung deutlich das Columellablastem durchziehen und sich scharf an der lateralen Spitze der ersten Kiemenspalte vorbei auf die ventrale Seite der Spalte hinüberwenden sehen kann. Die nahen Beziehungen, die dieser Nerv zum Blastem der Ohrcolumella hat, lassen nur auf die Chorda tympany schliessen, die diesen Weg nimmt, um sich in das Gebiet des Unterkiefers zu begeben. Der Hauptteil des dorsalen Facialisastes verliert sich etwas weiter kaudalwärts in einer Muskelanlage.

Bevor ich nun meine Bemerkungen über diese Serie schliesse, möchte ich noch mit wenigen Worten die Vorgänge bei der Verschlussbildung der Kiemenspalte behandeln. Zu diesem Zweck musste ich allerdings auf die nächstjüngere, für meine hauptsächlichen Untersuchungen noch nicht brauchbare Serie zurückgreifen. Die etwas schematisierten Tafelfiguren IV—VIII dieser Serie mögen zum besseren Verständnis der folgenden Beschreibung dienen.

Die erste Kiemenspalte (1, K. S.) ist bei diesem Embryo noch vollständig durchgängig. Der auf den bei weitem am meisten Schnitten fast gestreckte Verlauf der Kiemenspalte erfährt plötzlich eine Störung, indem der laterale Endteil — etwa ein Drittel von der ganzen Länge der Spalte — wie Tafelfig. IV zeigt, scharf nach dorsalwärts umbiegt. An der dorsalen und ventralen Wand der Spalte treten nun gerade an dieser Umbiegungsstelle Epithelwucherungen (Tafelfig. VI, Epw.) auf. Letztere wachsen nun einander entgegen und bilden eine Verschlussmembran (Tafelfig. VII und VIII, Verm.) für den medialen Abschnitt der Spalte. Das auf diese Weise abgeschnürte laterale Drittel (Tafelfig. VII, abg. D.) der Kiemenspalte obliteriert nun aber nicht, sondern vollführt mit seinem jetzt blinden Ende gewissermaßen einen zweiten Durchbruch (Tafelfig. VIII, 2. Db.) nach ventralwärts hin, dadurch ein länglich ovales Epithelstück von dem übrigen Querschnitt isolierend.

Bei dem älteren, vorher beschriebenen Stadium, bei dem die Reihenfolge dieser Vorgänge nicht mehr im Zusammenhange zu erkennen ist, da der Verschluss der Spalte, das heisst die

Lostrennung des lateralen Endes der Kiementasche bereits stattgefunden hat, tritt aber dennoch dieser laterale Endteil (Tafelfig. III, l. K. S.') auf, um ebenfalls die Abschnürung des betreffenden Epithelstückes zu vollführen. Nur bei diesen beiden Serien konnte ich diese eigentümliche Art der Verschlussbildung konstatieren.

Vielleicht hat diese Zweiteilung der ersten Kiemenspalte mit zu der irrtümlichen Behauptung Veranlassung gegeben, dass die Paukenhöhle und Ohrtrompete sich aus einer sekundären Ausstülpung des Rachens bilde, indem dann dieser abgeschnürte Endteil für den Rest der ganzen Kiemenspalte angesehen wurde.

Von den oben angeführten Beobachtungen fasse ich die wichtigsten noch einmal kurz zusammen.

1. Ziemlich zu gleicher Zeit treten in diesem Entwicklungsstadium die Blasteme des Quadratums und der Columella auris auf. Das erstere, allerdings noch im Zusammenhang mit dem Meckelschen Knorpel, wird von dem der Columella durch die V. capitis lateralis und später durch die erste Schlundspalte getrennt.

2. Das Colomellablastem wird durch seine Lage zum hinteren Hauptstamm des N. facialis und zur V. capitis lateralis, ausserdem durch seine Beziehungen zur ersten Kiemenspalte bestimmt.

3. Der vom hinteren Hauptstamme des Facialis sich lostrennende Nervenstrang kann nur die Chorda tympani sein.

4. Der bei der Verschlussbildung der ersten Kiemenspalte losgetrennte laterale Endteil derselben darf nicht für die ganze Spalte angesehen werden.

Embryonalstadium VIII.

Das Äussere des Embryos.

Dieser Embryo hat bei seiner ausserordentlich stark ausgeprägten Nackenbeuge eine kranio-kaudale Länge von ungefähr 14 mm. Eine Mundöffnung ist noch nicht vorhanden. An den vorderen und hinteren Extremitäten kann man deutliche Endplatten wahrnehmen, ausserdem beginnt die Anlage des Rückenschildes sichtbar zu werden.

Nicht gerade bedeutende Unterschiede zur vorigen Serie treten uns bei diesem Stadium entgegen. Die Labyrinth- und Mittelohranlage lassen etwa folgendes Bild erkennen.

Lateral vom Gehirn, mehr nach dorsal als nach ventral verlagert, befindet sich die häutige Labyrinthanlage. Wir haben es hier mit einem Stadium zu tun, auf dem alles schon vorhanden und alles dabei soweit differenziert ist, dass man kaum mehr von Taschen und Anlagen sprechen darf, sondern von embryonalen Teilen des häutigen Labyrinthes.

Die pars inferior hat sich schon deutlich in den Sacculus und die Cochlea gesondert. An der medialen Wand des Sacculus mündet der Ductus endolymphaticus ein. Sacculus und Utriculus kommunizieren noch ganz frei mit einander, ein canalis utriculosaccularis ist also noch nicht vorhanden. Die pars superior labyrinthi lässt nun schon deutlich die drei Bogengänge erkennen.

Diese ganzen Teile sind von anfangs spärlichem, später sich immer mehr verdichtendem Knorpelblastem umgeben.

Über die umgebenden Organe ist folgendes zu bemerken.

Der N. trigeminus lässt nach seinem Austritt aus der Hirnblase wieder zwei deutlich von einander zu trennende ganglióse Anschwellungen erkennen, von denen die eine den ziemlich starken R. ophthalmicus zum Auge entsendet, die andere umfangreichere dagegen die Rr. maxillares abgibt.

Von dem sich nun bald an der medialen Seite des Kapselblastems zeigenden Ggl. acustico-faciale trennt sich wieder der N. facialis ab. In latero-kaudaler Richtung durchzieht er die ventrale Spitze des Blastems (Tafelfig. IX, N. fac.) und bildet zwischen letzterem und der V. capitis lateralis sein eigenes Ganglion (Tafelfig. X, Ggl. fac.). Das Verhalten der beiden Hauptäste dieses Ganglions ist genau wie in der vorigen Serie. Schon vor dem Erscheinen des Facialis Ganglions sieht man in dieser Serie den N. glossopharyngeus vom Gehirn aus ebenfalls laterokaudalwärts das Kapselblastem durchziehen und an der dorsalen Spitze des Blastems sein Ganglion bilden (Tafelfig. IX, Ggl. gloss.).

Lateral vom Kapselblastem, von diesem durch die V. capitis lateralis und die erste Kiemenspalte getrennt, liegt dicht unter dem äusseren Epithel das rundliche Quadratumblastem (Tafelfig. IX, Bl. Qu.). Die später sich im Quadratum bildende Höhlung, die zur Aufnahme des tympanalen Raumes bestimmt ist, lässt sich schon deutlich durch leichte zentrale Zellauflockerung im Blastem erkennen. Dorsal von diesem Blastem zeigt sich die Öffnung der ersten inneren Kiemenspalte (1. K. S.).

Genau wie in der vorigen Serie lässt das Blastem des Labyrinthes medial von der V. capitis lateralis und vom hinteren Facialisstamme einen dichteren Zellenkomplex erkennen (Tafelfig. IX, Bl. Col.). Wenige Schnitte weiter kaudalwärts, nachdem der dorsale Facialisast zwischen Kapselblastem und Kiemenspalte nach dorsal gezogen ist, dehnt sich dieser Zellenkomplex nach lateralwärts aus. Dadurch kommt er wieder an die dorsale Wand der Kiemenspalte zu liegen, wo er als dichte, von dem umgebenden Mesenchymgewebe scharf abgesonderte Blastemmasse zu erkennen ist (Tafelfig. X, Bl. Col.). Der ganzen Form und vor allen Dingen der ganzen Lage zu den umgebenden Organen nach kann ich dieses Gebilde nur für das in der Entstehung begriffene Gehörknöchelchen halten.

Kaudalwärts von der ersten Kiemenspalte bemerkte ich jederseits eine blastematöse Spange, die in der Medianlinie zusammenfliessen. Diese Elemente des Zungenbeinbogens treten erst auf, nachdem von dem Columellablastem auf den Schnitten nichts mehr zu bemerken ist, ein Zusammenhang zwischen diesen beiden Anlagen war daher nicht zu konstatieren.

Der hintere Facialisstamm begibt sich wieder zu einer Muskelanlage (Tafelfig. X, M VII), nachdem er vorher die Chorda tympani abgegeben hat. Letztere durchsetzt ziemlich weit kaudalwärts die Gehörknöchelchen-Anlage, um sich ventral von der Kiemenspalte zum Blastem des Quadratums zu begeben.

---

1. Als wichtigste Betrachtung dieser Serie wäre die vom Gehörknöchelchen vollständig getrennte Anlage des Zungenbeinbogens zu bemerken.

2. Die Anlage des Gehörknöchelchens ist durch seine dichtere Zellschichtung sowohl gegen das Blastem der Labyrinthkapsel, als auch gegen das umgebende Mesenchymgewebe ganz gut abzugrenzen.

Embryonalstadium g.

Der Embryo g war in der ursprünglichen Serienreihe noch nicht vorhanden. Zwischen Emys VIII und IX war ein so grosser Entwicklungsunterschied, dass wir uns nach einem Zwischenstadium umsehen mussten. Durch die Freundlichkeit von Herrn Prof. Koltzoff in Moskau ist es uns gelungen, diese Lücke in der

Entwicklungsreihe zu überbrücken. Ich möchte daher nicht versäumen Herrn Prof. Koltzoff für die freundliche Überlassung einiger Embryonen aus seiner Sammlung meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Das Äussere des Embryos.

Der Embryo g hat eine Länge von 15 mm. Der Kopf hat sich beträchtlich aufgerichtet, und es hat sich ein deutlicher Hals herausgebildet. Immerhin ist aber die Nackenbeuge noch gut zu erkennen. Die Extremitäten lassen an ihren Endplatten eine deutliche Gliederung erkennen, auch die Ausbildung des Rückenschildes hat Fortschritte gemacht.

Es ist dies das erste Stadium, bei dem gelblich schimmernde Blastemkapseln um die epithelialen Labyrinthblasen auftreten. Der Übergang der Kapseln in das Vorknorpelstadium ist noch nicht überall eingetreten, sondern stellenweise bestehen sie noch aus blastematösen Schichten. Oralwärts stehen die beiden Kapseln durch einen epithelialen Bogen in Verbindung, in dem das bereits auch knorplige Basi-sphenoid auftritt. Lateral von der Labyrinthkapsel liegt das Quadratum, dessen Blastem ebenfalls schon in das Vorknorpelstadium übergegangen ist. Oralwärts vom Quadratum tritt der ovale Querschnitt des Meckelschen Knorpels hervor. Alle Knorpelteile werden von einem dichten Blastemmantel umhüllt.

Medial und etwas dorsal vom Auge treten zwei feine Nervenfasern zu einem gemeinsamen Stamm zusammen, der kaudalwärts dann in das Trigeminus-Ganglion eintritt. Nach wenigen Schnitten nun verlässt der uns schon bekannte R. ophthalmicus dasselbe Ganglion, um sich nach vorn zum Auge zu begeben. Er kreuzt auf seinem Wege einen dichten Nervenstrang, den Oculomotorius. Aus dem langgestreckten Ganglion acusticum tritt wieder der N. facialis heraus. Er schlingt sich um die orale Spitze der Kapsel herum, an deren lateraler Seite er dann zum Ganglion faciale anschwillt. Vom Hinterhirn trennt sich bald der N. glossopharyngeus ab. Dicht bei dem Acusticus-Ganglion vorbei dringt er in die Labyrinthkapsel ein und durchzieht sie in lateraler Richtung. Durch einen eigenen Kanal kommt er an der lateralen Kapselwand wieder zum Vorschein, um dann hier mit einem Facialis-Aste unter Bildung einer gangliösen Anschwellung

eine Verbindung einzugehen. Dieser betreffende Facialis-Ast (Tafelfig. XI, VII—IX) kommt ventral vom hinteren Facialisstamm direkt aus dem Facialis-Ganglion und begibt sich in geradem Verlauf zum Glossopharyngeus. Ausserdem treten dann noch aus dem Gehirn die Wurzeln des Accessorio-vagus zu dem gleichnamigen dicken Nervenstamm zusammen und einige Schnitte hinterwärts aus der Medulla oblongata die beiden Wurzeln des N. hypoglossus hervor.

Zwischen die Labyrinthkapsel und den Quadrat-Knorpel schiebt sich nun die V. capitis lateralis, ventro-dorsalwärts nach vorn ziehend. Dicht an ihrer lateralen Wand zeigt sich bald das Lumen der ersten inneren Kiemenspalte, an ihrer medialen Wand liegt das Ganglion faciale und von ihm ausgehend der hintere Facialisstamm. Wenn letzterer Nerv eben etwa die Mitte der lateralen Labyrinthwand passiert hat, beginnt diese Stelle der Wand dicht an der ventralen Kante gegenüber der vorher erwähnten Vene, allmählich sich mehr und mehr zu verdicken, bis sie schliesslich zu einem langen kegelförmigen Fortsatz nach lateralwärts auswächst. Gegen die übrige Labyrinthwand ist die mediale verbreiterte Partie der Columella, denn das ist der aus der Labyrinthwand herauswachsende Zapfen (Tafelfig. IX, Col.), durch einen dichten Kranz etwas mehr rot gefärbter, also noch blastematöser Zellen, abgesetzt. Das blinde Ende der Kiemenspalte, die aus ihrer ursprünglichen aboralen Richtung abbiegt, und sich mit dem Gehörknöchelchen nach lateralwärts erstreckt, wird von der Columella überragt. Die noch nicht verknorpelte verbreiterte laterale Partie der Columella ist die sich bildende Insertionsplatte im Trommelfell, während die vorher erwähnte mediale Verbreiterung die Fussplatte bildet.

An der lateralen Wand der V. jugularis, zwischen ihr und der für den hinteren Facialisstamm bestimmten Muskelanlage, tritt der Zungenbeinbogen als ziemlich starke Knorpelspange auf. Zwischen dem Rest der ersten und zweiten Kiemenspalte zieht er in nach hinten offenem Halbbogen zur Medianlinie, wo er mit dem Bogen der anderen Seite zusammen stösst. Irgend ein Zusammenhang mit dem viel weiter nach vorn gelegenen Gehörknöchelchen war nicht festzustellen.

1. Als wichtige Tatsache dieses Stadiums wäre die bereits eingetretene Verknorpelung fasst aller Blastemteile und die Anastomose des Facialis mit dem Glossopharyngeus durch einen direkt aus dem Facialis-Ganglion kommenden Ast hervorzuheben.

2. Die Columella-Anlage lässt an ihren verdickten Enden bereits die sich bildende Fussplatte und Insertionsplatte erkennen.

Beschreibung des Modells.

Die Labyrinthkapsel hat in diesem Stadium polyedrische Form, man könnte sie vielleicht am besten mit einem dreiseitigen liegenden Prisma vergleichen, das zwei grössere — eine mediale

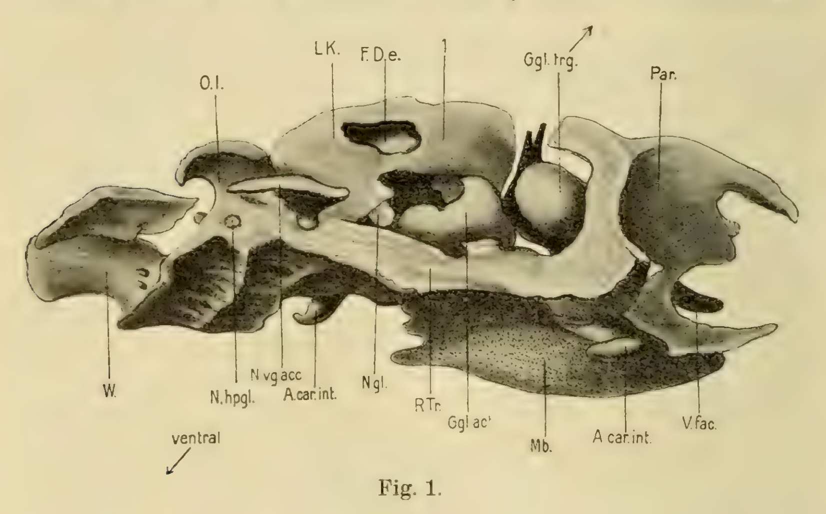


Fig. 1.

(Textfig. 1, 1) und eine laterale (Textfig. 3, 2) — und eine kleinere dorsale Fläche (Textfig. 2 und 3, 3) besitzt. Es wären dann noch die vordere orale, auf den Abbildungen allerdings nicht sichtbare, und die hintere aborale Grundfläche (Textfig. 2 und 3, 4) zu erwähnen, die aber nichts bemerkenswertes aufweisen. Auch von der kleineren, nach dorsalwärts gekehrten Fläche ist nur zu bemerken, dass sie von medial nach lateral leicht konkav ist und im Vergleich zu den anderen Wänden eine noch ziemlich unebene Verknorpelung zeigt.

Während die Verknorpelung im allgemeinen bereits überall eingetreten ist, lässt nur die mediale Seite noch zwei grosse Lücken erkennen. Die grössere Lücke, nur teilweise vom Ganglion acusticum (Textfig. 1, Ggl. act.) verdeckt, gewährt dem N. acusticus

und dem N. glossopharyngeus (Textfig. 1, N. gl.) Eintritt in das Innere des Labyrinthes. Dicht am hinteren Rand der Lücke dringt der letztere Nerv in das Innere des Labyrinthes, um den Binnenraum der Kapsel in lateraler Richtung zu durchlaufen. Nahe dem hinteren Rand der lateralen Kapselwand erscheint er dann wieder (Textfig. 3, N. gl.) und geht dann hier die schon vorher bei der Serienbeschreibung erwähnte Anastomose mit dem betreffenden Facialisast (Textfig. 3, VII—IX) ein. Die kleinere an der dorsalen Kante gelegene Lücke (Textfig. 1, F. D. e.) ist von der grösseren nur durch eine schmale Knorpelspange getrennt. Durch sie tritt der Ductus endolymphaticus zum häutigen Labyrinth.

Die Labyrinthkapsel selbst steht mit den umliegenden Knorpelteilen im engen Zusammenhang. Ventralwärts geht sie

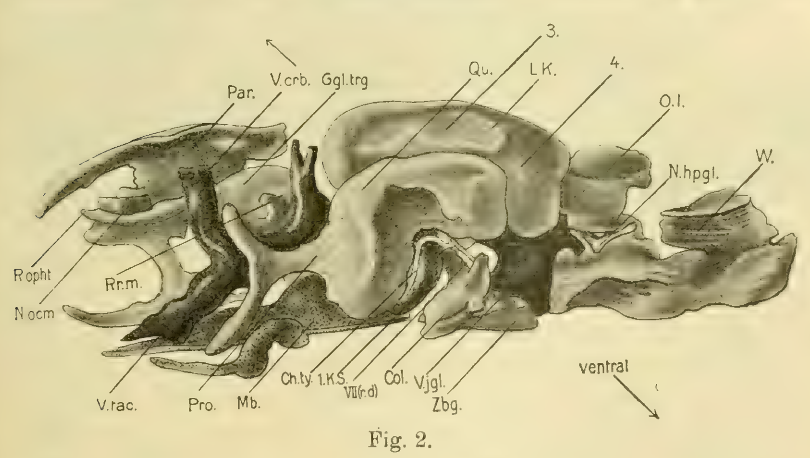


Fig. 2.

in die Rathkeschen Trabekel (Textfig. 1, R. Tr.) über, die als ein vorübergehendes Verknorpelungsstadium der mesenchymalen Skelettanlage bekanntlich den Knorpelboden für das Gehirn bilden. Nach vorn gehen die Trabekel in diejenigen Knorpelteile über, die zur Begrenzung der lateralwärts davon gelegenen Augenhöhle dienen, während medialwärts von ihnen das Vorderhirn liegt. Im wesentlichen bilden sie die knorpelige Anlage des Parietale (Textfig. 1—3, Par.). Zwischen der Labyrinthkapsel und den eben erwähnten Knorpelteilen ist ein freier Raum ausgespart für das mächtige Trigeminus-Ganglion (Ggl. trg.) mit zwei in das Ganglion hereintretenden Wurzeln, einer vorderen dorsalen und

einer hinteren ventralen. Von der lateralen Seite des Ganglions tritt nach vorn der R. ophtalmicus (Textfig. 2, R. opht.) ab, während der hintere Abschnitt des Ganglions nach lateralwärts den gemeinsamen Stamm des R. supra et inframaxillaris (Textfig. 2, Rr. m.) entsendet. Nach kaudal schliesst sich an die Rathkeschen Trabekel die knorplige Anlage des Occipitale laterale (Textfig. 1—3, O. l.) und an diese wieder die der Wirbel (W.) an. Zwischen der Kapsel und dem Occipitale laterale befindet sich das Foramen internum pro nervo vago et accessorio, das in lateraler Richtung von den beiden vereinigten Nerven (Textfig. 1, N. vg. acc.) durchzogen wird. Ausserdem wird das Occipitale laterale etwas weiter kaudalwärts dann noch von dem Canalis pro nervo hypoglosso (Textfig. 1, N. hpgl.) durchbohrt.

Betrachten wir jetzt das Modell von der lateralen Seite, so wird uns durch das Quadratum (Textfig. 2, Qu.) die laterale Labyrinthwand (2) fast vollständig verdeckt. Erst nach Entfernung dieses Knorpelteiles zeigt sie sich uns als ziemlich ebene Fläche, aus der an der ventralen Kante konusartig die Columella (Textfig. 2 und 3, Col.) hervorwächst. Die kolbig verdickte mediale Partie des Gehörknöchelchens bildet die Anlage der Fussplatte, die verbreiterte laterale Partie die Anlage der Insertionsplatte. Beide Teile werden durch einen kompakten, leicht gebogenen Stiel verbunden. Dieser läuft zwischen den beiden hinteren Zweigen des Facialis-Ganglions hindurch, ventral von ihm läuft der Verbindungszweig zum Glossopharyngeus (Textfig. 3, VII—IX), dorsal von ihm der hintere Hauptstamm des Facialis (Textfig. 3, VII r. d.). Letzterer gibt an der aboralen Seite der Columella die Chorda tympani (Textfig. 2 und 3, Ch. ty.) ab, die, um in das Gebiet des Kieferbogens zu gelangen, nun wieder über die dorsale Seite des Stieles hinweg sich nach oralwärts begeben muss.

Das Quadratum selbst, noch ziemlich unregelmässig verknorpelt, zeigt bereits die noch unvollkommene, nach lateralwärts weit offene Höhlung, die später zur Aufnahme der Paukenhöhle dient. Deshalb ragt auch von medial die erste innere Kiemenspalte (Textfig. 2, 1. K. S.) mit ziemlich breiter Aussackung in die Quadrathöhlung, wenn man sie als solche bezeichnen darf, hinein. Zwischen Quadratum und lateraler Labyrinthkapselwand verlaufen nun die grösseren Gefässe. Die V. capitis lateralis fliesst als mächtig weiter Venensinus, ebenso wie es Rathke in

der Entwicklungsgeschichte der Natter angibt, etwas hinter dem Auge aus zwei Gefässen zusammen. Von ventral ergiesst sich in sie die V. facialis (Textfig. 2, V. fac.), die von vorn aus dem Gebiet des Oberkieferfortsatzes kommt, von dorsal die V. cerebralis (Textfig. 2, V. crb.), die allerdings auch von vorn, aber mehr von innen kommt. Nur bezeichnet Rathke das so gebildete Gefäss dann schon als V. jugularis, während ich nach Hochstetter diesen vorderen Abschnitt lieber mit V. capitis lateralis bezeichnen möchte. Dicht vor der Ohrkapsel nimmt die Vene dann noch einen kleineren Ast auf und läuft dann über der Columella und

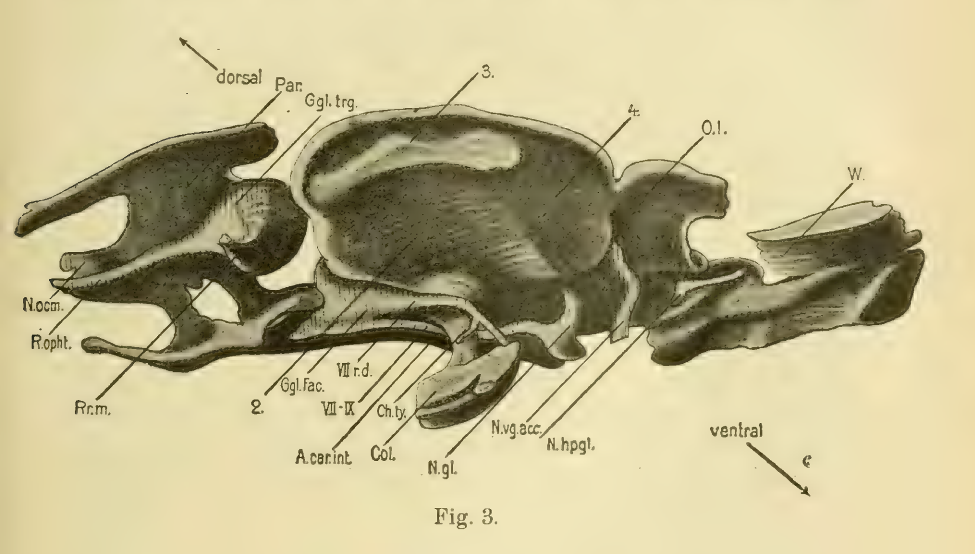


Fig. 3.

der ersten Schlundspalte, dorsal und lateral vom Facialisstamme bis zum hinteren Ende der Ohrkapsel, wo sie sich lateral von den Ganglien der Vagusgruppe in die V. jugularis ergiesst. Ventral von der V. capitis lateralis, derselben ziemlich parallel, verläuft die A. carotis interna (Textfig. 1 und 3, A. car. int.). Vorn liegt sie dem Dach der Mundbucht (Textfig. 1, Mb.) dicht auf.

Lateral von der V. jugularis und ein beträchtliches Stück ventral von der Columella befindet sich ein Knorpelstück (Textfig. 2, Zbg.), das den hinteren Abschnitt des Zungenbeinbogens darstellt. Ohne irgend wie eine Annäherung an die Columella zu suchen, würde es sich bei vollständiger Rekonstruktion bogenförmig nach medialwärts erstrecken.

Embryonalstadium IX.

Das Äussere des Embryos.

Die Länge dieses Embryos beträgt 16 mm. Er lässt nun unzweifelhaft die typische Schildkrötengestalt erkennen, wenn auch Kopf und Hals dem Rumpf gegenüber noch sehr gross sind. Die Nackenbeuge hat sich fast ganz zurückgebildet. Eine deutliche Schnauze ist zur Ausbildung gekommen, an der man nun auch schon äusserlich den Unterkiefer wahrnehmen kann.

Auf diesem Stadium treten zum ersten Male Spuren von Belegknochen und deutlich erkennbare Muskelplatten auf. Das häutige Labyrinth ist jetzt allseitig von einer kompakten Knorpelkapsel umgeben. Im Inneren der Kapsel sind zwischen den häutigen Bogengängen trennende Knorpelsepten bemerkbar.

Noch bevor auf den Schnitten irgend etwas von der Labyrinthkapsel zu sehen ist, fällt schon das mächtig entwickelte Trigeminus-Ganglion ins Auge. Überhaupt lässt diese Serie schon eine viel regelrechtere Anordnung der einzelnen Organe zu einander erkennen, ich möchte damit sagen, dass der embryonale Charakter schon vielmehr geschwunden ist. Der R. ophthalmicus verläuft jetzt vom Trigeminus-Ganglion aus als sehr dünner Strang nach vorn und dorsal. Auf diesem Wege kreuzt er sich mit dem N. oculomotorius, der ganz in seiner Nähe das Ggl. ciliare bildet, von dem auch er Fasern in seine Bahn aufnimmt. Dann setzt er nach Abgabe feiner Aeste zum Augapfel hin seinen Weg nach vorn zur Nasenhöhle fort. Kurz nachdem der R. ophthalmicus das Trigeminus-Ganglion verlassen hat, geht noch ein zweiter feiner Ast vom Ganglion nach vorn ab. An der lateralen Seite der V. cerebralis gabelt er sich. Der schwächere Teil läuft ventral am Auge entlang, während der stärkere Teil sich mit der erwähnten Vene zusammen auf die dorsale Fläche des Augapfels begibt. Es ist das der auch schon von Bronn angegebene vierte Trigeminusast, der zur Innervation des M. depressor palpebrae superioris et inferioris dient.

Der R. supramaxillaris und inframaxillaris entspringen jetzt nicht mehr mit einer gemeinsamen Wurzel, sondern getrennt voneinander, der eine mehr dorsalwärts und hinten, der andere mehr ventralwärts und vorn. Das Ganglion selbst hat seine bei den jüngeren Stadien konstatierte Zweiteilung aufgegeben und

bildet nunmehr ein zusammenhängendes Ganze. Kaum hat sich der Knorpelbogen hinter dem Rest des Trigeminus-Ganglions geschlossen, so tritt lateral von der vorderen Spitze der Labyrinthkapsel das Fascialis-Ganglion auf, das etwas weiter kaudalwärts durch ein sich von neuem im Knorpelbogen öffnendes Loch den vom Ggl. acusticum kommenden N. facialis aufnimmt. Nachdem das Ggl. facialis den vorderen Hauptstamm abgegeben hat, setzt es sich direkt in den hinteren Hauptstamm (Tafelfig. XII, VII r. d.) fort, der immer dicht an der Wand der V. capitis lateralis (Tafelfig. XII, V. c. l.) kaudalwärts zieht. Von der Mundbucht beginnt sich nun zwischen die Labyrinthkapsel und das bedeutend grösser gewordene Quadratum die erste Kiemenspalte (Tafelfig. XII, 1. K.S.) vorzustülpen, die bald umbiegt und zusammen mit der aus der Labyrinthwand herauswachsenden Columella nach lateralwärts zieht. Die Columella ist, wegen der eingetretenen Biegung des Stieles, auf dem Schnitt (Tafelfig. XII), dreimal getroffen. Der Stiel (St. Col.) und die laterale kolbige Verdickung der Columella mit der Insertionsplatte (In. Col.) werden zu beiden Seiten von Elementen der ersten Kiemenspalte umgeben, die die sich bildende Paukenhöhle (Pk.) darstellen. Immer noch steht die Fussplatte (Fp. Col.) mit der Labyrinthwand in engem Zusammenhang. Zwar ist durch mehr bindegewebige Zwischenschichten eine Unterscheidung der Fussplatte vom Labyrinthknorpel möglich, immerhin hat aber die Bildung des Foramen ovale noch nicht stattgefunden, demnach auch noch nicht die vollständige Lostrennung des Gehörknöchelchens von seiner Bildungsstätte.

Ventral von der Trachea liegt der Zungenbeinbogen. Weit kaudalwärts von der Columella schiebt er sich erst nach dorsalwärts hinauf.

1. Bei der nochmaligen kurzen Zusammenfassung der wichtigsten an diesem Stadium gewonnenen Beobachtungen wäre zunächst das Auftreten von Belegknochen und von deutlicher Körpermuskulatur hervorzuheben.

2. Wenn auch die Elemente des Gehörknöchelchens gegen den Labyrinthknorpel durch Zwischenschichten bereits abgrenzbar sind, so kann man doch immer noch den Zusammenhang zwischen diesen beiden Organen konstatieren.

3. Der R. ophthalmicus nimmt in seine Bahn Fasern vom Ggl. ciliare des N. oculomotorius auf.

4. Im Gegensatz zu den Beobachtungen der jüngeren Stadien haben die Rr. maxillares von jetzt ab einen getrennten Ursprung. Das Trigeminus-Ganglion hat dagegen seine Zweiteilung aufgegeben.

5. Die Erweiterung des lateralen blinden Endes der ersten inneren Kiemenspalte deutet auf den Beginn der Paukenhöhlenbildung hin.

Beschreibung des Modells.

An diesem Modell ist die Gestalt der Labyrinthkapsel, ebenso die Form fast aller anderen Gebilde im Vergleich zum

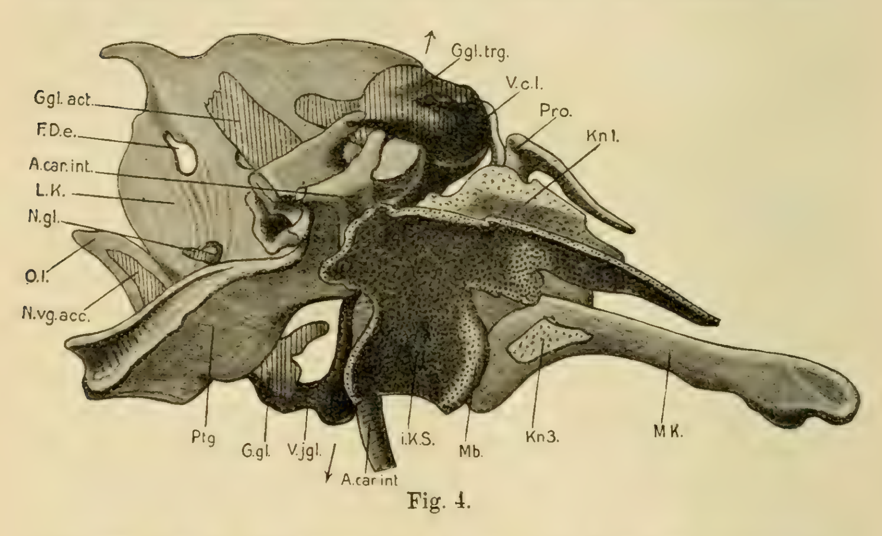


Fig. 4.

jüngeren Modell beträchtlich verändert. Die knorplige Labyrinthkapsel, die bis auf die Foramina für die betreffenden Nerven und den Ductus endo-lymphaticus an der medialen Seite sonst überall geschlossen ist, zeigt an ihren Wänden Hervorwölbungen und Einsenkungen, die durch die vorgeschrittene Ausbildung der häutigen Bogengänge bedingt werden. Vorn schliesst sich an die Kapsel die knorplige Anlage des Pterigoideum (Textfig. 4, Ptg.) an, die dem Dach der Mundbucht (Mb.) aufgelagert der Chorda dorsalis zur Stütze dient. Auf der vorderen Spitze der Kapsel liegt das Trigeminus-Ganglion (Textfig. 5, Ggl. trg.). An der lateralen Seite sieht man aus ihm voneinander getrennt den

R. supramaxillaris (R. spm.) und den R. inframaxillaris (R. ifm.) entspringen. Letzterer gabelt sich nach seinem Ursprung sofort in einen vorderen und hinteren Ast, von denen der erstere nach vorn an die laterale Seite des Meckelschen Knorpels zieht, während der andere die in der Nähe befindliche Muskulatur auf dem Quadratum zu versorgen scheint. An der medialen Kapselwand befindet sich zu oberst das Ggl. acusticum (Textfig. 4, Ggl. act.). Ins Innere der Kapsel lässt es den Hörnerven eintreten, von seiner vorderen dorsalen Spitze entsendet es dagegen durch ein besonderes Loch im Knorpelbogen nach lateralwärts den N. facialis zu seinem Ganglion. Eine längliche Öffnung (Textfig. 4,

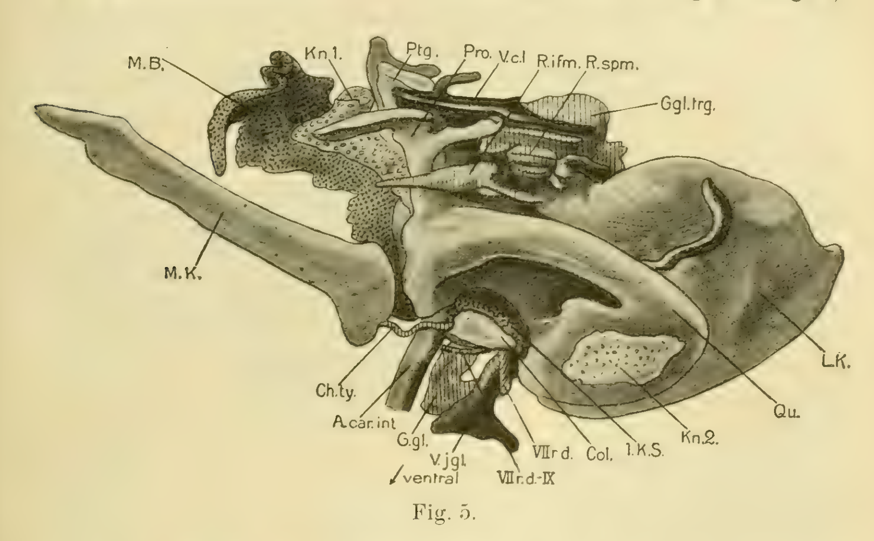


Fig. 5.

F. D. e.) in der Kapselwand, ventral vom Acusticus-Ganglion, wird, wie die Schnittserie lehrt, vom Ductus endo-lymphaticus durchzogen. Durch zwischenliegende Knorpelmassen vom Acusticus-Ganglion jetzt weit nach ventral verschoben sehen wir den N. glossopharyngeus (Textfig. 4, N. gl.) in die Kapsel eindringen, die er, um zu seinem Ganglion zu gelangen, in lateraler Richtung durchlaufen muss. An die Kapsel selbst schliesst sich nach ventral das Occipitale laterale (Textfig. 4, O. l.) an. Zwischen beiden Organen bleibt wieder das Foramen internum für den N. vagus et accessorius offen. Die laterale Seite des Modells (Textfig. 5) zeigt uns hauptsächlich wieder den jetzt schon ziemlich kräftig entwickelten Quadratknorpel (Qu.) der von der Labyrinthkapsel (L.K.)

nur die hintere Partie sichtbar lässt. Nach oben setzt sich das Quadratum in das knorplige Prooticum (Pro.) fort, dessen knöcherne Anlage (Kn. 1.) bereits vor ihm zu erkennen ist. Durch den Gelenkspalt schon deutlich getrennt schliesst sich nach oralwärts an das Quadratum der lange stabförmige Meckelsche Knorpel (M. K.) an.

Das Quadratum selbst nun erinnert mit seiner tiefen nach lateralwärts offenen Höhlung schon stark an den ausgewachsenen Zustand. An seinem hinteren lateralen Ende tritt ebenfalls schon die Verknöcherung (Kn. 2) auf. Das laterale Ende der mit der Mundbucht (M. B.) noch durch weite Kommunikation im Zusammenhang stehenden Kiemenspalte (1. K. S.) liegt nun nicht mehr nur neben der mit ihr zusammen von medialwärts kommenden Columella (Col.), sondern hat bereits begonnen das Gehörknöchelchen zu umwachsen. Dorsalwärts hat sie sich über die kolbige Endverdickung des Gehörknöchelchens hinweggeschoben und lässt durch die Aussackung an ihrem blinden Ende das Bestreben erkennen sich noch weiter nach dorsalwärts in die Aushöhlung des Quadratums hineinzuschieben, um hier in der Quadrathöhlung die epitheliale Auskleidung, mit anderen Worten die Paukenhöhle zu bilden. Zwischen Quadratum und Labyrinthkapsel treffen wir nun wieder die grossen Gefässe und wichtigen Nerven an. Von den Gefässen, deren Verlauf mehr ein ventrodorsaler geworden ist, gibt die A. carotis interna (Textfig. 6) ventral vom Gehörknöchelchen einen Ast nach hinten zwischen Quadratum und Labyrinthkapsel ab. Auch die V. capitis lateralis, die jetzt einen, das Trigeminus-Ganglion dicht umspinnenden, aus der Vereinigung der V. cerebralis und mehrerer kleinerer Venen entstehenden mächtigen Venensinus bildet, entsendet in der Höhe des hinteren Endes des Quadratums einen umfangreichen Ast nach dorsalwärts auf die Labyrinthkapsel (Textfig. 5). Das Facialis-Ganglion setzt sich nach kaudalwärts wieder in den hinteren Facialisstamm fort. Nach Überschreitung des Columellastieles gibt dieser einen Ast ab (Textfig. 5 und 6, VII r. d.-IX), der ventral vom Columellastiel wieder nach vorn verläuft und sich mit einem direkt vom Facialis-Ganglion kommenden Ast medial von der Abzweigungsstelle des vorher erwähnten Carotisastes vereinigt. Die vereinigten Facialisäste bilden dann die bekannte Anastomose mit dem Glossopharyngeus-Ganglion, doch

spielt wohl der stärkere direkte Ast die Hauptrolle dabei. Der hintere Hauptstamm läuft nach Abgabe des erwähnten Astes etwas nach lateralwärts und hinten. Die Chorda tympani (Textfig. 5 und 6, Ch. ty.) läuft von ihm aus an der aboralen Seite der Columella bis zu der lateralen kolbigen Verdickung derselben, dringt hier von ventral in die Knorpelmasse des Gehörknöchelchens ein, durchzieht es in schräg dorsaler Richtung, um sich dann an der Spitze der ersten inneren Kiemenspalte vorbei auf die innere Seite des Meckelschen Knorpels zu begeben. Zum Schluss der Betrachtungen dieses Modells möchte ich dann noch erwähnen,

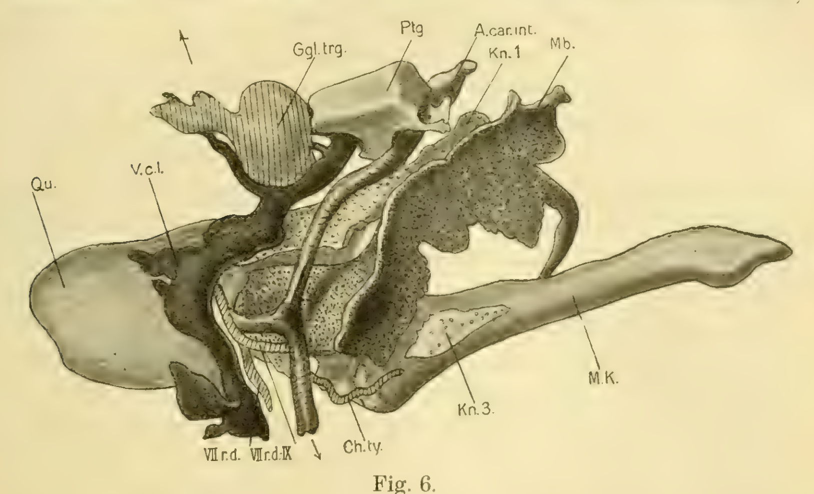


Fig. 6.

dass in der Nähe der Fussplatte der Columella eine einzige kleine Lücke im Kapselknorpel auf die beginnende Lostrennung des Gehörknöchelchens von der Labyrinthkapsel hindeutet.

Embryonalstadium X—XIV.

Die Beschreibung der Befunde der folgenden Embryonen von 17, 19, 24, 26 und 28 mm möchte ich jetzt nicht mehr im einzelnen vornehmen, da ja die Entwicklung der hauptsächlich in Frage kommenden Mittelohrgebilde so ziemlich abgeschlossen ist, es sich demnach nur noch um verhältnismässig geringfügige Veränderungen handelt, die auch bei einer zusammenfassenden Beschreibung genügend hervorgehoben werden können.

Äusserlich lassen die Embryonen gegen die vorhergehenden eben hauptsächlich nur durch die Grössenunterschiede, den sich

immer regelmässiger gestaltenden Kopf, die fortgeschrittene Ausbildung der Extremitäten, Abweichungen erkennen.

Sehr eingehend habe ich mich gerade bei diesen Embryonen mit den Nervenverhältnissen beschäftigt, deswegen möchte ich auch die zusammenfassende Beschreibung meiner Befunde hierüber an erster Stelle mitteilen.

Zunächst fielen in den Serien ziemlich weit oralwärts, vom Trigeminus-Ganglion und der Labyrinthkapsel war auf den Schnitten noch nichts zu erkennen, dagegen war das Auge noch im ganzen Querschnitt zu sehen, konstant zwei Nervenquerschnitte auf. Beide erstrecken sich nach oralwärts zum Auge hin, wo sich der mehr lateral gelegenere Nerv in zwei feine Äste gabelt. Kaudalwärts rücken sie immer dichter aneinander, um schliesslich ziemlich zu gleicher Zeit in das Trigeminus-Ganglion einzutreten. Der mehr medial verlaufende Ast ist der schon vorher mehrmals erwähnte R. ophthalmicus, der auf seinem Weg zur Nasenhöhle hin mit dem Ggl. ciliare anastomosiert. Der andere steilt den R. palpebralis superior et inferior dar. Stets ist er in der Nähe der V. cerebralis anzutreffen, nach deren Verästelung er dann ebenfalls seine Teilung vollzieht; der schwächere Strang verliert sich ventral vom Auge in seiner Muskulatur, der stärkere aber setzt mit einem Ast der Vene zusammen seinen Weg noch weiter nach dorsalwärts fort.

Nachdem die beiden erwähnten Nerven das Trigeminus Ganglion erreicht haben, verlässt einige Schnitte weiter kaudalwärts ein nicht gerade sehr starker Nervenast das Ganglion. Nach ventral und oral sich begebend geht er unter schleifenförmiger Umbiegung seine Verbindung mit dem R. palatinus des Facialis-Ganglions ein, der von kaudalwärts kommend sich immer in der Nähe der knöchernen Pterygoideus-Anlage hält. Auch bei B r o n n wird schon dieser R. recurrens ad nervum facialem erwähnt, jedoch soll er nicht direkt aus dem Trigeminus-Ganglion kommen, sondern wird als R. communicans rami supra maxillaris nervi trigemini bezeichnet.

Diese drei beschriebenen Äste kommen hoch oben aus der dorsalen Spitze des Ganglions, während die beiden Kieferäste aus der mehr verdickten ventralen Partie entspringen. Trotzdem ist es nicht möglich, die in der Jugend festgestellte Zweiteilung des Ganglions aufrecht zu erhalten. Es fehlt nicht an

Zwischenstadien, bei denen durch die verschiedene Faserschichtung die beiden dicht an einander liegenden Abschnitte des Ganglions noch zu unterscheiden sind. Später findet aber eine so innige Verflechtung der verschiedenen Nervenbahnen statt, dass man nur noch von einem einzigen zusammenhängenden Trigeminus-Ganglion sprechen kann. Den wichtigeren von den beiden Kieferästen, den R. infra maxillaris, konnte ich nach Durchquerung einer breiten Muskelmasse ventro-lateralwärts bis zum Meckelschen Knorpel verfolgen. In einem freien Raum zwischen diesem und den ihn umgebenden Knochenlamellen, also in dem sich bildenden Unterkieferkanal, ist sein Querschnitt als R. alveolaris inferior leicht aufzufinden.

Das Facialis-Ganglion, das nun als nächstes auf den Querschnitten erscheint, steht nach medialwärts mit dem sich auch bald zeigenden Acusticus-Ganglion durch den N. facialis in Verbindung. Von vorn tritt der R. anterior s. palatinus in das Ganglion ein, nach hinten setzt es sich direkt in den R. posterior fort, der über die Columella hinweg nach kaudalwärts verläuft. Dicht an der vorderen Seite des Gehörknöchelchens verlässt ein feiner Nervenstrang den R. posterior (Tafelfig. XIII, VII r. d.), die schon vorher mehrmals erwähnte Chorda tympani (Tafelfig. XIII, Ch. ty.). Während sie bei den jüngeren Embryonen an der aboralen Seite der Columella weit nach lateral ziehend die kolbige Endanschwellung des Gehörknöchelchens durchsetzt, kreuzt sie bei den älteren Stadien viel weiter medial den Columellastiel. Sie zieht nun nicht mehr an der äusseren lateralen, sondern an der medialen Wand des Quadratums entlang, über die Tubenanlage hinweg zur medialen Seite des Meckelschen Knorpels, wo sie zwischen diesem und einer an dieser Seite bald auftretenden Knochenlamelle, anfangs in einer Rinne des Knochens, eine Art halboffenen Kanal, als feiner Nervenquerschnitt weit nach vorn zu verfolgen ist. Mittlerweile hat sich nun der Knorpel an allen Seiten mit Knochenlamellen umgeben und lässt in dem so gebildeten Unterkieferkanal den vorher erwähnten R. alveolaris inferior erkennen. Hier in dem Kanal findet auch die Vereinigung der Chorda tympani mit dem Unterkieferast statt. Letzterer teilt sich in drei Äste, der innere verbindet sich mit der Chorda tympani und dringt von dem nun an der medialen Seite wieder vollständig von Knochenlamellen entblössten Knorpel

fort zwischen die Muskulatur des Bodens der Mundhöhle. Der mittlere Ast schlingt sich zwischen der einzigen an der lateralen Seite übrig gebliebenen Knochenlamelle und dem Knorpel um letzteren herum und zieht nun an der unteren Seite des Knorpels ebenfalls zur Muskulatur. Nur der äussere Ast bleibt innerhalb des Unterkieferknochens auf der dorsalen Seite übrig. Die Hauptmasse des R. posterior selbst aber verläuft noch eine ganze Strecke nach kaudalwärts und verliert sich dann in eine ventral vom Quadratum gelegene Muskelmasse, die jedenfalls den M. sqamoso-maxillaris darstellt. Bevor er aber in die Muskulatur eindringt, gibt er Fasern zu dem gleich zu beschreibenden dritten Facialisast ab. Bei den jüngeren Embryonen verlässt dieser Nervenzweig nur wenig früher als die Chorda tympani, also ziemlich weit kaudalwärts den hinteren Facialis-Hauptstamm, bei den älteren Embryonen nur kurze Zeit nach dem Austritt des Hauptstammes aus dem Ganglion. Wegen dieser Verschiebung machte mir auch das Auffinden dieses rücklaufenden Nerven bei dem ältesten Embryo, bei dem er einen ganz dünnen unscheinbaren Ast darstellt, ziemliche Mühe.

Kurz nachdem der R. palatinus in das Facialis-Ganglion eingetreten ist, verlässt nun der dritte Ast (Tafelfig. XIII, VII — IX) dieses Ganglion. Ventral vom Pterygoideum zieht er mit der beträchtlich verengten A. carotis interna (Tafelfig. XIII, A. car. int.) zusammen kaudalwärts. An der lateralen Seite der Arterie findet auch die Vereinigung mit dem eben erwähnten Ast des R. posterior des Facialis statt. Nachdem nun der von medial nach lateral und kaudal die Labyrinthkapsel durchziehende N. glossovaryngeus an der lateralen Kapselwand das Ggl. petrosum gebildet hat, treten die vereinigten Facialiszweige in dieses Ganglion ein.

Der N. vago-accessorius bildet nach seinem Durchtritt durch sein Foramen das Ggl. radicis nervi vagi, das von dem Ggl. petrosum des Glossopharyngeus zwei umfangreiche Äste empfängt. C. K. Hoffmann lässt diese Verbindungsäste zwischen diesen beiden Ganglien in umgekehrter Weise aus dem Vagus-Ganglion abstammen, aus welchem Grunde ist mir nicht klar; ich sehe sie deutlich aus dem Ganglion petrosum kommen und in das rundliche Ggl. radicis nervi vagi eintreten. Aus der Medulla oblongata sieht man nun schliesslich die beiden Wurzeln des N. hypoglossus

kommen. Nach ihrer Vereinigung laufen sie dicht neben einem dicken Ast, der die Fortsetzung des Ggl. radicis bildet. Den weiteren genaueren Verlauf dieser Nervenäste zu schildern würde den Rahmen dieser Arbeit überschreiten.

Betrachten wir nun den Gehörapparat dieser Stadien, so finden wir, dass die Labyrinthkapsel (Tafelfig. XIII, L. K.) an der medialen Seite bis auf die meist sehr kleinen Eintrittsöffnungen für Nerven, ein Gefäss und den Ductus endo-lymphaticus bei allen fünf Embryonen vollständig geschlossen ist. Die laterale Seite lässt dicht an ihrer ventralen Spitze eine grosse Öffnung, das Foramen orale erkennen, das sich durch die bei den älteren Embryonen jetzt ziemlich schnell erfolgte vollständige Lostrennung der Fussplatte der Columella (Tafelfig. XIII, Fp. Col.) von der Labyrinthwand gebildet hat. Die Knorpelmasse nicht nur der Kapsel, sondern auch der anderen Organe, besteht aus reifem embryonalen Korpel, der von einem intensiv rot gefärbten dichten Bindegewebssaum umgeben wird. Dieser bildet eine Scheidegrenze zwischen dem Primordialcranium und den sich nun an vielen Stellen zeigenden Deckknochen. Lateral von der Kapsel liegt das tief ausgehöhlte Quadratum (Tafelfig. XIII, Qu.), das, je höher wir in der Entwicklungsreihe hinaufsteigen, immer deutlicher den grössten Teil der Paukenhöhlenanlage (Tafelfig. XIII, Pk.) in seinem Hohlraum erkennen lässt. Die Aussackung, die wir bei dem Embryo IX an der Spitze der ersten inneren Kiemenspalte beobachten konnten, war das erste Zeichen zur Bildung der Paukenhöhle. Jetzt können wir sie nun bei dem ältesten Embryo schon deutlich im Quadratum erkennen, und erst nach mehreren Schnitten öffnet sich in sie vom Rachen her die bereits bedeutend verengte erste innere Kiemenspalte, die man jetzt schon eher als Tubenanlage (Tafelfig. XIII, Tb.) bezeichnen kann. Die Columella, mit ihrer Fussplatte im Foramen ovale durch bindegewebige Massen befestigt, erstreckt sich zwischen der hinteren Wand des Quadratums und der Tubenanlage hindurch nach lateralwärts, sodass ihre Insertionsplatte (Tafelfig. XIII, In. Col.) mit der lateralen Quadratwand in eine Flucht zu liegen kommt.

Vielleicht darf ich an die bei diesen letzten Embryonen gemachten Beobachtungen gleich die Resultate derjenigen Betrachtungen, die ich über die in der Nähe der Labyrinthkapsel befindlichen Nerven angestellt habe, anschliessen. Und zwar möchte ich hier nur einige Befunde, die C. K. Hoffmann in Bronns „Klassen und Ordnung des Tierreiches" anders oder gar nicht angibt, kurz mitteilen:

1. Aus dem vom Acusticus-Ganglion deutlich getrennten Ganglion-faciale s. geniculi konnte ich ausser dem R. palatinus s. anterior und dem R. posterior noch einen dritten Ast heraustreten sehen. An der ventralen Seite des knorpligen Pterygoideums entlang läuft er nach kaudalwärts zum Ggl. petrosum des N. glossopharyngeus, vorher empfängt er noch Verstärkungszweige vom R. posterior des Facialis. Hoffmann spricht zwar auch von einer Anastomose zwischen N. glossopharyngeus und Facialis, bezeichnet sie aber als einen sympathischen Zweig, den der R. palatinus aufnehmen soll.

2. Wohl aber kann ich die Anastomose zwischen dem R. palatinus und Trigeminusfasern bestätigen, sehe letztere aber nicht vom zweiten Trigeminusast, sondern direkt aus dem Trigeminus-Ganglion kommen.

3. Eine Anastomose zwischen Facialis und Abducenz konnte auch ich nicht beobachten.

4. Gar keine Erwähnung findet aber bei Hoffmann die vom hinteren Facialisaste kommende Chorda tympani. Ihren Verlauf habe ich in der zusammenfassenden Beschreibung der ältesten Stadien genau geschildert, möchte deswegen hier nicht noch einmal näher darauf eingehen.

5. Die Verbindung zwischen Ggl. petrosum und Ggl. radicis nervi vagi glaube ich für Glossopharyngeus-Elemente ansehen zu müssen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Meine Untersuchungen über die Entwicklung des Mittelohres, vor allen Dingen aber über die Entstehung des Gehörknöchelchens haben mich zu den folgenden Resultaten geführt.

Das Gehörknöchelchen stellt in der jüngsten von mir beobachteten Anlage einen verdichteten Zellenkomplex der blaste-

matösen Kapsel dar, der in dem kaudalen Ende der Kapsel auftritt. Zapfenartig dehnt sich dieser Komplex von hier aus an der Wand der ersten inneren Kiemenspalte nach lateralwärts aus, bis er das blinde Ende der Spalte nur wenig überragt. Nie ist es mir bei meinen Beobachtungen gelungen auch nur den geringsten Zusammenhang des Columellablastems mit dem Blastem des Zungenbeinbogens zu konstatieren, deswegen muss ich der Schildkröten-Columella jedweden hyalen Ursprung absprechen.

Mit dieser Meinung stehe ich im direkten Widerspruch zu den Ergebnissen zahlreicher anderer Arbeiten, die die Columella-Frage meist der Lepidosaurier behandeln. Der von Rathke, Gaupp und noch mehreren anderen Autoren ausgesprochene hyale Ursprung der Sauropsiden-Columella ist, wie ich in der Einleitung bereits angegeben habe, auch neuerdings wieder von Versluys jr. für die Lacertilier ausgesprochen worden. Trotzdem ich nun gerade bei den jüngsten Stadien mein ganzes Augenmerk darauf gerichtet hatte, ist es mir dennoch nicht gelungen, den Zusammenhang des Columellablastems, wie es Versluys in seinen Abbildungen zeigt, mit dem Blastem des Zungenbeinbogens festzustellen.

Aus dem oben Gesagten ist es vielmehr ersichtlich, dass ich das Gehörknöchelchen für eine rein labyrinthäre Bildung halte. Mit dieser Meinung schliesse ich mich der kürzlich von Moeller geäusserten Ansicht über die Entwicklung des Gehörknöchelchens bei der Kreuzotter und Ringelnatter vollständig an.

Durch meine Befunde werde ich auch gezwungen, die in der Einleitung von C. K. Hoffmann für Lacerta angegebene gemischte Entstehung der Columella aus dem Labyrinth und dem Zungenbeinbogen für die Schildkröten zu verneinen. Denn erstens ist es mir, wie vorher schon erwähnt wurde, niemals gelungen, zwischen dem Blastem des Gehörknöchelchens und derjenigen blastematösen Spange, die dem Zungenbeinbogen zum Ursprung dient, einen Zusammenhang zu konstatieren, zweitens war niemals in der ganzen Entwicklungsreihe eine Gliederung der Anlage des Gehörknöchelchens, aus der man auf eine gemischte Entstehungsmöglichkeit hätte schliessen können, festzustellen.

Der Zusammenhang nun des Gehörknöchelchens mit der lateralen Labyrinthwand bleibt lange Zeit bestehen, erst ziemlich spät, nach bereits vollständig eingetretener Verknorpelung, kommt

es zur Ausbildung des Foramen ovale. Nach der Verknorpelung, die von der Fussplatte aus einzutreten scheint, stellt die Columella ein einheitliches Gebilde dar, das in meinem ältesten Stadium etwa folgende Gestalt hat. Das Foramen ovale verschliesst die an ihrer ventralen Seite von der Labyrinthwand überragte Fussplatte ziemlich genau. Sie stellt eine rundlich ovale, nicht zu grosse, aber verhältnismäßig dicke Platte dar, aus der konusartig der Columellastiel herauswächst. Letzterer verjüngt sich nach lateralwärts sehr stark und erfährt kurz vor dem Ansatz der Insertionsplatte eine beinahe rechtwinklige Knickung nach dorsalwärts. Die Insertionsplatte der Columella hat ihren grössten Durchmesser in dorso-ventraler Richtung. Nach ventralwärts verkleinert sich ihr Querdurchmesser unterhalb des Stieles ziemlich plötzlich. Diese untere Partie der Insertionsplatte möchte ich daher eher als einen Prc. ventralis auffassen, der an seinem Ende knieförmig nach medialwärts umbiegt.

Die Entwicklung der Paukenhöhle nun leitet sich von der ersten Kiementasche ab. Letztere bricht für kurze Zeit nach aussen durch, stellt dann also eine offene Schlundspalte dar, die aber durch Zellwucherungen bald wieder verschlossen wird. Nun erweitert sich das laterale blinde Ende der Kiementasche zusehends, umwächst zunächst an der dorsalen, später aber auch an der ventralen Seite das Gehörknöchelchen, und füllt so allmählich die Quadrathöhlung fast vollständig aus. Anfangs bildet der mediale Abschnitt der Kiementasche eine weite Kommunikation der lateralen erweiterten Partie der Tasche mit dem Rachen. Später verengt sich dieser Teil der Tasche deutlich und bildet sich dadurch zur Tuba auditiva um.

Begonnen wurde diese Arbeit im anatomisch-biologischen Institut zu Berlin. Deswegen will ich es nicht versäumen, dem Direktor dieses Institutes, Herrn Geheimrat Professor Dr. O. Hertwig, für das mir zur Bearbeitung übergebene Material der Schildkrötenembryonen und für das stete Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Im zoologischen Institut zu Marburg konnte ich meine Arbeit zur Vollendung bringen. Es ist daher eine angenehme Pflicht für mich, auch dem Direktor dieses Institutes, Herrn Professor

Dr. E. Korschelt, für das liebenswürdige Entgegenkommen bei der Ausführung meiner Arbeit vielmals zu danken.

Zu sehr grossem Danke bin ich schliesslich noch Herrn Professor Dr. R. Krause verpflichtet. Auf seine Anregung hin habe ich diese Arbeit unternommen, stets hat er mich bei Ausführung derselben in liebenswürdigster Weise mit Rat und Tat unterstützt.

Zeichenerklärung.

A. car. int. = Arteria carotis interna.
abg. D. = abgeschnürtes laterales Drittel der ersten Kiemenspalte.
Bl. Col. = Blastem der Columella auris.
Bl. O. = Blastem der Ohrkapsel.
Bl. Qu. = Blastem des Quadratum.
Ch. d. = Chorda dorsalis.
Ch. ty. = Chorda tympani.
Col. = Columella auris.
Epd. = Epidermis.
Epw. = Epithelwucherungen.
F. D. e. = Foramen zum Durchtritt des Ductus endo-lymphaticus.
Fp. Col. = Fussplatte der Columella auris.
Ggl. act. = Ganglion acusticum.
Ggl. fac. = Ganglion faciale.
Ggl. glos. = Ganglion glossopharyngeum.
Ggl. trig. = Ganglion trigeminum.
h. L. = häutiges Labyrinth.
In. Col. = Insertionsplatte der Columella auris.
K. B. = Kieferbogen.
Kn 1. = knöcherne Anlage des Prooticum.
Kn 2. = knöcherne Anlage des Quadratum.
Kn 3. = knöcherne Anlage des Unterkiefers.
L. K. = Labyrinthkapsel.
Mb. = Mundbucht.
M. K. = Meckelscher Knorpel.
M. V. = Muskelanlage im Trigeminusgebiet.
M. VII. = Anlage des Muskulus squamoso-maxillaris.
N. fac. = Nervus facialis.
N. gl. = Nervus glossopharyngeus.
N. hpgl. = Nervus hypoglossus.
N. ocm. = Nervus oculomotorius.
N. vg. acc. = Nervus vago-accessorius.
O. l. = knorplige Anlage des Occipitale laterale.
Par. = knorplige Anlage des Parietale.

Pk.	=	Paukenhöhlen-Anlage.
Ptg.	=	knorplige Anlage des Pterygoideum.
Pro.	=	knorplige Anlage des Prooticum.
Pro. vent.	=	Processus ventralis der Columella auris.
Qu.	=	knorplige Anlage des Quadratum.
R. ifm.	=	Ramus inframaxillaris.
Rr. m.	=	gemeinsame Wurzel des Ramus supra- et inframaxillaris.
R. opht.	=	Ramus ophthalmicus.
R. sprm.	=	Ramus supramaxillaris.
R. Tr.	=	Rathkesche Trabekel.
St. Col.	=	Stiel der Columella auris.
Tb.	=	Tubenanlage.
V. c. l.	=	Vena capitis lateralis.
V. crb.	=	Vena cerebralis.
V. fac.	=	Vena facialis.
V. jgl.	=	Vena jugularis.
Verm.	=	Verschlussmembran der ersten Kiemenspalte.
W.	=	knorplige Wirbelanlage.
Zbg.	=	Zungenbeinbogen.
1.	=	mediale Wand der Labyrinthkapsel.
2.	=	laterale Wand der Labyrinthkapsel.
3.	=	dorsale Wand der Labyrinthkapsel.
4.	=	aborale Wand der Labyrinthkapsel.
1. K. S.	=	erste Kiemenspalte.
1. K. S.'	=	abgeschnürter lateraler Endteil der ersten Kiemenspalte.
2. Db.	=	zweite Durchbruchstelle des abgeschnürten lateralen Endteils der ersten Kiemenspalte.
2. K. S.	=	zweite Kiemenspalte.
VII. r. d.	=	hinterer Hauptstamm des Nervus facialis.
VII—IX.	=	direkt aus dem Ganglion faciale kommender Ast zum Glossopharyngeus.
VII r.d.-IX.	=	vom hinteren Hauptstamm des Nervus facialis kommender Ast zum Glossopharyngeus.

Erklärung der Tafelfiguren.

Tafel XVIII.

Fig. I. Querschnitt durch den Kopf vom Embryonalstadium VII. Ohrgegend des Schnittes, der das direkt im Labyrinthblastem liegende Columellablastem zeigt. Das Blastem des Quadratum steht noch im Zusammenhang mit dem Kieferbogen. Vergr. 1 : 45.

Fig. II. Der etwas weiter nach kaudalwärts gelegene Schnitt durch die Ohrgegend desselben Embryos zeigt die Anlagerung des Columellablastems an die erste Kiemenspalte. Vergr. 1 : 60.

Fig. III. Der von demselben Embryo noch weiter nach kaudalwärts gelegene Schnitt zeigt, wie sich das Columellablastem an der dorsalen Wand der ersten Kiemenspalte nach lateralwärts ausdehnt. An der Spitze der ersten inneren Kiemenspalte vorbei zieht die Chorda tympani durch das Blastem des Gehörknöchelchens nach ventralwärts. Ausserdem ist der abgeschnürte laterale Endteil der ersten Kiemenspalte auf dem Schnitte zu bemerken. Vergr. 1 : 60.

Fig. IV—VIII. Etwas schematisierte Schnitte von einem jüngeren Embryonalstadium, die die Vorgänge bei der Verschlussbildung der ersten Kiemenspalte zeigen sollen. Vergr. 1 : 60.

Fig. IX und X. Querschnitte durch die Ohrgegend vom Embryonalstadium VIII. Das Blastem der Columella auris noch im Zusammenhang mit dem Labyrinthblastem dehnt sich an der Wand der ersten Kiemenspalte nach lateralwärts aus. Durchzogen wird es wieder von der Chorda tympani. Vergr. 1 : 45 und 1 : 60.

Fig. XI. Querschnitt durch die Ohrgegend vom Embryonalstadium g. Die Verknorpelung ist auf diesem Stadium bereits eingetreten. Die gegen die Labyrinthwand schon schärfer abgesetzte knorpelige Anlage der Columella auris lässt an ihrer dorsalen Seite den hinteren Hauptstamm des N. facialis und die von letzterem abgezweigte Chorda tympani erkennen. Vergr. 1 : 60.

Fig. XII. Querschnitt durch die Ohrgegend vom Embryonalstadium IX. Fussplatte der Columella auris durch zwischen gelagerte mehr bindegewebige Massen von der Labyrinthwand zu unterscheiden. Der Stiel und die laterale kolbige Verdickung des Gehörknöchelchens werden jetzt schon von Elementen der ersten Kiemenspalte, der in Bildung begriffenen Paukenhöhle, umgeben. Vergr. 1 : 45.

Fig. XIII. Querschnitt durch die Ohrgegend vom Embryonalstadium XIV. Im Gegensatz zu den anderen Schnitten ist diesmal die rechte Hälfte abgebildet. Im Foramen ovale liegt die Fussplatte der Columella auris. Die vom hinteren Facialis-Hauptstamm kommende Chorda tympani nimmt jetzt einen viel weiter medialeren Verlauf, und zwar sieht man sie in mehr kaudalen Schnitten an der medialen Wand des Quadratum entlang zum Unterkiefer ziehen. Die Paukenhöhlenanlage hat schon bedeutenden Umfang angenommen. Vergr. 1 : 45.

Erklärung der Rekonstruktionsmodelle,

welche als Figuren 1—6 in den Text gedruckt sind.

---

1. Rekonstruktionsmodell zum Embryonalstadium g von der medialen Seite gesehen.
2. Dasselbe Modell von der lateralen Seite gesehen.
3. Dasselbe Modell ebenfalls von der lateralen Seite gesehen, aber nach Entfernung des Quadratum, der V. capitis lateralis und der Mundbucht mit Kiemenspalte.
4. Rekonstruktionsmodell vom Embryonalstadium IX. von vorn und medial gesehen.
5. Dasselbe Modell von der lateralen Seite gesehen.
6. Dasselbe Modell von medial aber nach Entfernung der Labyrinthkapsel betrachtet.

Literaturverzeichnis.

1. Agassiz and Clark: Contributions to the natural history of New-York. Vol. 2: The Embryologie of the Turtle. New-York 1857.
2. Gaupp, E.: Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Merkel-Bonnet, Ergebnisse VIII, 1898.
3. Hasse, C.: Das Gehörorgan der Schildkröten, Anat. Studien, Leipzig 1871.
4. Hochstetter: Die Entwicklung des Blutgefäßsystems. Hertwig, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena 1903.
5. Hoffmann, C. K.: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. VI, Abtlg. III, Leipzig 1890.
6. Krause, R.: Entwicklungsgeschichte des Gehörorgans. Hertwig, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena 1902.
7. Möller: Zur Kenntnis der Entwicklung des Gehörknöchelchens bei der Kreuzotter und der Ringelnatter. Arch. f. mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 65. 1905.
8. Rathke, H.: Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.
9. Derselbe: Entwicklungsgeschichte der Schildkröten. Leipzig 1848.
10. Versluys jr.: Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Jena 1898.
11. Derselbe: Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern. Spengels zoologische Jahrbücher. Jena 1903.

Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.

Zur Kenntnis der Heterochromosomen.

Von

S. Gutherz.

Hierzu 12 Textfiguren.

In den während der letzten anderthalb Jahrzehnte erschienenen zahlreichen Untersuchungen über die Geschlechtszellenbildung wirbelloser Tiere hat neben den viel erörterten Problemen des Reduktionsvorganges, des Synapsisstadiums und der Grössenunterschiede der Chromosomen auch das Studium der von Montgomery so genannten Heterochromosomen in besonderem Maße die Aufmerksamkeit der Forscher gefesselt.

Unsere Kenntnis der Heterochromosomen datiert seit der merkwürdigen Beobachtung Henkings (1891), dass in der Spermiogenese[1]) von Pyrrhocoris apterus bei der zweiten Reifungsteilung ein Chromosom ungeteilt in die eine Tochterzelle übergeht, so dass zweierlei Spermiden — solche mit und solche ohne jenes Chromosom — entstehen. Schon diesem Autor war in den Spermiocyten der grosse, mit Chromatinfarbstoffen stark tingierbare und während der ganzen Wachstumsperiode äusserst konstante Nucleolus aufgefallen, und es lässt sich bereits aus seiner Darstellung mit gewisser Wahrscheinlichkeit eine Beziehung zwischen diesem „Nucleolus" und dem nur in die Hälfte der Spermiden übergehenden Chromatinelement ableiten. Mit Sicherheit wird eine solche Beziehung erst in späteren Untersuchungen an anderen Objekten behauptet, und zwar in dem Sinne, dass jenes im Verlaufe der Reifungsteilungen nur in die Hälfte der Spermiden gelangende Element während der Wachstumsperiode des Spermiocyten nicht wie die übrigen Chromosomen in ein mehr oder minder deutliches Ruhestadium eintrete, sondern unter der Gestalt eines Nucleolus in dem sonst nur für den

[1]) Entsprechend dem Vorschlage v. Lenhosséks auf dem internationalen Anatomen-Kongress (Genf 1905) seien für die verschiedenen Zellgenerationen der Samenentwicklung die Ausdrücke: Spermiogonien, Spermiocyten, Präspermiden, Spermiden verwandt.

Höhepunkt der Mitose charakteristischen Zustande der Chromatinkonzentration verharre: man sprach daher von Chromatin- oder Chromosom-Nucleolus. Andererseits wurden Fälle mitgeteilt, in denen zwar während der Wachstumsperiode ein oder mehrere „Chromatinnucleoli“ vorkämen, die sie darstellenden Chromosomen aber sich während der Reifungsteilungen wie die übrigen verhielten und so auf sämtliche Spermiden verteilt würden. Auf die im einzelnen mancherlei Besonderheiten enthaltenden Darstellungen der Autoren soll bald näher eingegangen werden.

So viel geht aber bereits aus diesem kurzen Referat hervor, dass in den Heterochromosomen Gebilde von hohem Interesse vorliegen. Dürfen wir doch, ganz allgemein gesprochen, bei ihrer starken Abweichung vom gewöhnlichen Chromosomentypus die Hoffnung hegen, es möchte ihre Untersuchung vielleicht auf die Bedeutung der chromatischen Substanz überhaupt Licht werfen, etwa in der Weise, wie pathologische oder experimentell hervorgerufene Erscheinungen so häufig für normale Verhältnisse aufklärend gewirkt haben.

Aber auch im speziellen ist das Studium der Heterochromosomen bereits theoretisch verwertet worden. So sind sie als Stütze für die Theorie der Chromosomenindividualität verwandt worden, so hat man sie mit dem vielfach und doch meist vergeblich bearbeiteten Problem der sexuellen Differenzierung in Verbindung gebracht. In letzterer Beziehung sind die Hypothesen Mc Clungs (1902) und E. B. Wilsons (1905) zu nennen. Beide Autoren stimmen darin überein, dass sie den durch die ungleiche Verteilung der Heterochromosomen auf die Spermiden morphologisch verschiedenwertig gewordenen Spermien auch eine funktionelle Verschiedenheit zuschreiben, und zwar derart, dass die eine Hälfte der Spermien männliche, die andere weibliche Individuen in Verbindung mit dem Ei hervorbringe. Während aber Mc Clung die Spermien mit Heterochromosom für das männliche Geschlecht in Anspruch nimmt, lässt Wilson[1]) gerade diese Weibchen hervorbringen. Hierbei ist zu betonen, dass Mc Clungs Ansicht rein vermutungsweise geäussert wird.[2])

[1]) Hierbei ist nur der einfachste Fall der Wilsonschen Befunde (Formen mit „heterotropischem Chromosom“, s. u.) berücksichtigt.

[2]) Später erhielt Mc Clungs Hypothese durch Sutton eine tatsächliche Grundlage (s. S. 500).

während Wilson die seine auf einen Vergleich männlicher und weiblicher (Oogonien, Follikelzellen, Nährzellen) Mitosen stützt.

Aus den nur flüchtig skizzierten Anschauungen Mc Clungs und Wilsons ergibt sich für den Untersucher der Heterochromosomen das wichtige Postulat, neben dem Studium der Spermiogenese auch das der Oogenese zu berücksichtigen. Ja, wir können noch weiter gehen: eine vollständig gesicherte Stellungnahme zu den eben erwähnten Anschauungen wird erst möglich sein, wenn auch männliche und weibliche Körpermitosen, der Befruchtungsvorgang, die embryonalen Mitosen bis zur Keimdrüsenanlage, kurz möglichst sämtliche Chromatinprozesse eines Untersuchungsobjektes in den Kreis der Betrachtung gezogen sein werden.

I. Die verschiedenen Typen der Heterochromosomen.

Nicht eine erschöpfende Bearbeitung der Heterochromosomenliteratur soll hier gegeben werden, sondern eine Übersicht der sich aus den Darstellungen heraushebenden Typen Auch ein solches Unternehmen möchte überflüssig erscheinen, nachdem Mc Clung (1902, 7) und Montgomery (1905, 8) ausführliche Zusammenfassungen unseres Gebietes gegeben haben. Indessen hat seitdem Wilson (1905/06) seine an Tatsachen wie Gesichtspunkten reichen Chromosomenstudien (14, 16, 17) veröffentlicht, und sie lassen eine erneute Zusammenstellung wünschenswert erscheinen.

Heterochromosomen sind vorwiegend in der Spermiogenese beschrieben worden; ihr gebührt daher in unserer Übersicht die Hauptstelle; nur anhangsweise sollen einige Angaben über Oogenese und somatische Zellen referiert werden.

Bevor wir uns den Heterochromosomen selbst zuwenden, sei kurz einer Anschauung gedacht, die in den neueren Arbeiten regelmässig wiederkehrt und an die merkwürdige Tatsache anknüpft, dass in vielen Fällen die Zahl der in der ersten Reifungsteilung auftretenden Chromosomen annähernd oder genau die Hälfte derjenigen in den Spermio- resp. Oogonien beträgt. Man hat nun diese Erscheinung dahin zu erklären gesucht, dass es sich hier um eine Vereinigung (Kopulation) je zweier Chromosomen zu einem bivalenten Körper handele, und Häcker (3) hat den hier angenommenen Vorgang der Chromosomenpaarung als

„Syndese“ bezeichnet. Der Vorgang der Syndese ist vielfach in das Synapsisstadium verlegt worden, jenen Zustand der zentralen oder exzentrischen Chromatinanhäufung im Kernraum, der sich bei fast allen Untersuchungsobjekten im Beginn der Wachstumsperiode des Spermio- resp. Oocyten vorfand. In anderen Fällen wieder wurde die Syndese für einen späteren Zeitpunkt angenommen, da nach dem Synapsisstadium noch die Chromatinfäden sich in der vollen unreduzierten Zahl vorfanden. Eine weitere Konsequenz der Annahme einer Chromosomenkopulation ist dann die Vorstellung, dass in einer der beiden Reifungsmitosen die Copula wieder gelöst wird, und es so zu einer wahren Reduktionsteilung kommt. Den Begriff der Syndese, der bei den meisten unserer Autoren Eingang gefunden hat, möchte ich im Interesse der Einfachheit auch der folgenden Darstellung zugrunde legen, ohne dass ich den für viele Fälle sicherlich noch durchaus hypothetischen Vorgang der Chromosomenpaarung etwa als allgemein bewiesen ansähe.

Nunmehr sei eine Definition der uns beschäftigenden Gebilde gegeben, die ich entsprechend dem vorliegenden mannigfaltigen Tatsachenmaterial sehr weit fassen zu müssen glaube: Heterochromosomen[1]) sind solche Chromosomen, welche sich von den übrigen in bezug auf die sich an ihnen abspielenden Prozesse in wesentlicher Weise unterscheiden; charakteristische Grössen- oder Gestaltsabweichungen gegenüber den gewöhnlichen Chromosomen sind häufig, brauchen aber nicht vorhanden zu sein. Der Zusatz „in wesentlicher Weise“ ist leicht erklärt. Wie alle biologischen Vorgänge, spielt sich auch der mitotische Prozess nicht mit mathematischer Regelmässigkeit ab, hier und da bleibt ein Chromosom ein wenig hinter den übrigen zurück oder eilt ihnen etwas voraus; diese sozusagen physiologische

[1]) Neuerdings hat Montgomery (9) statt des von ihm eingeführten Ausdrucks „Heterochromosom“ der Kürze wegen die Bezeichnung „Allosom“ vorgeschlagen. Ohne mir zu verhehlen, dass eine von einem so hervorragenden Kenner unseres Gebietes kommende Anregung alle Beachtung verdient, glaube ich doch dem Ausdruck „Heterochromosom“ den Vorzug geben zu sollen, da er ohne weiteres beim Leser die richtige Vorstellung erweckt, während „Allosom“ zu unbestimmt (Plasma- oder Kernbestandteil?) erscheint. Die für die Unterteilung der „Allosomen“ von Montgomery vorgeschlagenen Ausdrücke „Monosomen“ und „Diplosomen“ scheinen mir sehr glücklich gewählt und auch bei Beibehaltung der Bezeichnung „Heterochromosomen“ anwendbar.

Breite der Abweichung muss überschritten werden, damit von einem Heterochromosom die Rede sein kann.

Drei Hauptphänomene im abweichenden Verhalten der Heterochromosomen lassen sich unterscheiden, für die ich die folgenden Bezeichnungen mir vorzuschlagen erlaube.

1. Heteropyknose. Es handelt sich um eine Abweichung betreffs des Konzentrationsgrades der chromatischen Substanz, und zwar fast stets im Sinne eines dichteren Baues. Die Erscheinung ist mehrfach im Ruhestadium der Spermiogonien, bei fast allen Heterochromosomentypen aber in der Wachstumsperiode der Spermiocyten beschrieben worden. Es finden sich hier, während die übrigen Chromosomen einen Zustand mehr oder minder starker Auflösung durchmachen, ein oder mehrere nucleolusartige Körper, die ihrer färberischen Reaktion sowohl als ihrem weiteren Verhalten nach als modifizierte Chromosomen aufgefasst werden. Diese Erscheinungsform der Heterochromosomen ist unter dem Namen der „Chromatin"- oder „Chromosom-Nucleoli" geschildert worden.[1] Für die rein objektive Beschreibung scheint mir die mehr indifferente Bezeichnung „Chromatinnucleolus" sehr gut brauchbar; sie drückt aus, dass es sich um einen nucleolusartigen, d. h. scharf begrenzten, annähernd rundlichen Körper handelt, der die färberischen resp. auch chemischen Reaktionen des Chromatins[2] aufweist. Dem Chromatinnucleolus steht der aus Pyrenin bestehende und dem entsprechend anders reagierende echte Nucleolus gegenüber. In

[1]) Es sei hier gewisser interessanter Befunde Mc Clungs an Locustiden (The Spermatocyte Divisions of the Locustidae. Kansas Univ. Sci. Bull. I, 1902) gedacht, die ich nur aus dem Referate Blackmans (1a) kenne, da mir die Originalarbeit nicht zugänglich war: In der Spermiocytenprophase von Orchesticus und anderen Locustiden nimmt auch das Heterochromosom ein Spiremstadium an, in welchem jedoch das Chromatin weniger diffus verteilt ist als bei den übrigen Chromosomen; voran geht ein Stadium, in dem das Heterochromosom so dicht aufgewickelt ist, dass seine Fadennatur erst bei stärkster Vergrösserung erkennbar wird; in der späteren Prophase verdickt und entfaltet sich der Faden und unterscheidet sich von den übrigen Chromatinelementen nur noch durch etwas homogeneren Bau. In unserer Ausdrucksweise würde es sich hier um eine Heteropyknose geringeren Grades als im Falle des Chromatinnucleolus handeln.

[2]) Dass bei dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens diese Reaktionen keine absolut sicheren sind, braucht kaum betont zu werden. Immerhin bieten sie einen wertvollen Anhaltspunkt für die Annahme der Chromatinnatur eines untersuchten Gebildes.

seltneren Fällen kann Heteropyknose auch in einem stärkeren Auflösungsgrade der Heterochromosomen im Vergleich zu den übrigen Chromosomen zutage treten[1]).

2. Heterosyndese. Das abweichende Verhalten macht sich einmal im Zeitpunkte der Chromosomenpaarung (zeitliche Heterosyndese), sodann in verschiedener Grösse der Kopulanten geltend (Heterosyndese inbezug auf die Kopulantengrösse).[2]) Beide Formen der Heterosyndese können kombiniert vorkommen. Solche Heterochromosomen, die in den Spermiogonien unpaar auftreten, finden keinen Partner für die Syndese und bleiben daher während der Wachstumsperiode und der Reifungsteilungen univalent (Asyndese).

3. Heterokinese. Hierunter sei die Erscheinung verstanden, dass in der Mitose ein Chromosom[3]), anstatt in zwei nach verschiedenen Polen auseinander weichende Teile zu zerfallen (Eukinese), ungeteilt dem einen Pol zuwandert und so nur in eine Tochterzelle gelangt. Dieser Vorgang kann sich entweder in der ersten oder in der zweiten Reifungsteilung abspielen.[4])

[1]) In dieser Beziehung sei an das von Sutton (12) bei Brachystola magna beschriebene Verhalten des Heterochromosoms in den Spermiogonien erinnert: Im Ruhestadium geht das ein eigenes Kernbläschen besitzende Heterochromosom in ein typisches Reticulum über, während die übrigen Chromosomen sich nur etwas diffus ausbreiten, in den Spermiogonienmitosen zeigt sich sein etwas weniger dichter Bau häufig an seiner rauhen Oberfläche.

[2]) Gerade bei gewissen Heterochromosomen (Idiochromosomen, Mikrochromosomen) lässt sich nach Angabe der Autoren der Vorgang der Syndese direkt beobachten. Somit ergibt sich hier aus dem Studium der abweichenden Chromosomen eine Stütze für die Annahme einer weiteren Geltung des Prozesses der Chromosomenpaarung.

[3]) Der Ausdruck „Chromosom" wird hier im Sinne Wilsons (14, p. 374) für jede in die Äquatorialplatte eintretende zusammenhängende Chromatinmasse ungeachtet ihrer Form, Entstehungsart und Valenz gebraucht.

[4]) Fälle von Heterokinese in beiden Reifungsteilungen berichtet Wallace (19) bei verschiedenen Spinnen (insbesondere Agalena naevia). Die paarweise auftretenden Heterochromosomen sollen sowohl in der ersten wie in der zweitenReifungsmitose nur in die eine Tochterzelle übergehen, so dass sie schliesslich nur in ein Viertel der Spermiden gelangen. Verfasserin gibt aber selbst zu, dass die zweite Reifungsmitose hier Schwierigkeiten für die Untersuchung biete und stützt ihre Darstellung besonders auf den Umstand, dass sie ca. $^3/_4$ der Spermiden der Degeneration anheimfallen sieht; diese Spermiden betrachtet sie als solche, denen die Heterochromosomen mangeln. Es dürfte daher das Vorkommen einer doppelten Heterokinese noch nicht als sicher bewiesen zu betrachten sein, zumal Blackman (1a) bei der Spinne Lycosa keine derartige Degeneration antraf.

Zusatz bei der Korrektur. Mehrere Wochen nach Abschluss vorliegender Arbeit wurde es mir bekannt, dass Weismann schon 1892 die Bezeichnung „Heterokinesis" (Gegensatz „Homoeokinesis") für die von Roux und ihm hypothetisch angenommene „qualitative" („erbungleiche") Kernteilung angewandt hat.

Nicht berücksichtigt wurde bei der Bildung unserer drei Hauptbegriffe ein interessantes Phänomen, das bisher nur in wenigen Fällen beschrieben ist und darin besteht, dass ein Heterochromosom im Ruhestadium eine eigene Membran erhält und so gewissermaßen einen kleinen selbständigen Kern neben dem grossen bildet (Spermiogonien von Brachystola magna nach Sutton (12,) Präspermiden von Gryllus domesticus nach Baumgartner (1).[1])

Die folgende Darstellung der verschiedenen Heterochromosomentypen gliedert sich in einen allgemeinen und einen speziellen Teil, von denen der erstere sie losgelöst vom Einzelfall betrachtet, während der letztere sie in ihrem Vorkommen bei bestimmten Tierarten verfolgt.

Allgemeine Darstellung der Heterochromosomentypen.

I. Monosomen. (Montgomery).

(Synonym. Akzessorisches Chromosom [Mc Clung], Chromosome spécial [de Sinéty], heterotropisches Chromosom [Wilson].)

In den Spermiogonien in der Einzahl, in der Wachstumsperiode des Spermiocyten Heteropyknose in Form eines Chromatinnucleolus, Asyndese, Heterokinese in einer der Reifungsmitosen. Sie treten in zwei Typen[2]) auf:

a) mit Heterokinese in der ersten Reifungsteilung

b) mit Heterokinese in der zweiten Reifungsteilung.

II. Diplosomen. (Montgomery).

In den Spermiogonien paarweise.

a) ohne Heterosyndese:
in der Wachstumsperiode Heteropyknose in Gestalt eines eine Einschnürung aufweisenden oder einheitlichen Chromatinnucleolus, in den Reifungsteilungen Eukinese.

b) mit Heterosyndese:

[1]) Vgl. meine Fig. 6.

[2]) Diese Typen seien abgekürzt als Monosomen mit Heterokinese I resp. II bezeichnet.

1. Mikrochromosomen (Wilson).

Bedeutend kleiner als die übrigen Chromosomen, unter sich von gleicher Grösse; zeitliche Heterosyndese (Syndese geschieht erst in der Metaphase der ersten Reifungsmitose; ihr folgt sofort die Anaphase); in der ersten Mitose Trennung der Kopulanten, in der zweiten Äquationsteilung. Im Verhalten während der Wachstumsperiode ergeben sich zwei Typen:

α) mit Heteropyknose in Form zweier Chromatinnucleoli,

β) ohne Heteropyknose.

2. Idiochromosomen (Wilson).

Kleiner als die meisten übrigen Chromosomen; zeitliche Heterosyndese (Syndese erst am Ende der ersten Reifungsmitose); in der Wachstumsperiode Heteropyknose in Form entweder zweier Chromatinnucleoli oder eines einheitlichen Chromatinnucleolus, der jedoch vor der ersten Mitose in seine Komponenten zerfällt; in der ersten Mitose teilt sich jedes Idiochromosom für sich äqual, in der zweiten Mitose Trennung der Kopulanten.

α) Idiochromosomen von ungleicher Grösse: das kleine Idiochromosom fast stets das kleinste vorhandene Chromosom; Heterosyndese in bezug auf die Kopulantengrösse. In die eine Hälfte der Spermiden gelangt das grosse, in die andere das kleine Idiochromosom.

β) Idiochromosomen von gleicher Grösse.

Spezielle Darstellung der Heterochromosomentypen.

A. Formen mit einem Heterochromosomentypus.

I. Monosomen.

a) Mit Heterokinese I.[1])

Beispiele: Die Orthopteren Orphania denticauda (de Sinéty) (Heterochromosom von kolossaler Grösse, in sämtlichen Stadien identifizierbar), Brachystola magna (Sutton), Gryllus domesticus

[1]) Eine Modifikation dieses Typus findet sich nach de Sinéty (10) bei gewissen Phasmiden (Leptynia attenuata), indem hier während der Heterokinese das Monosom mit einem gewöhnlichen Chromosom zu einem L-förmigen Körper eng verbunden ist; dementsprechend zeigt sich der Chromatinnucleolus der Wachstumsperiode oft in Zusammenhang mit dem Kernfaden.

(Baumgartner), der Myriopode Scolopendra Heros (Blackman).[1])

b) Mit Heterokinese II.

Beispiel: Die Hemiptere Pyrrhocoris apterus (Henking).

II. Diplosomen.

a) Ohne Heterosyndese.

Beispiele: Die Orthoptere Syrbula acuticornis (Montgomery), die Spinne Lycosa insopita (Montgomery).

b) Mit Heterosyndese.

1. Mikrochromosomen nur in Verbindung mit einem Monosom (s. u.).

2. Idiochromosomen.

α) Von ungleicher Grösse. Beispiele: Die Hemipteren Lygaeus turcicus, Coenus delius (Wilson), der Käfer Tenebrio (Stevens).

β) Von gleicher Grösse. Beispiel: Die Hemiptere Nezara hilaris (Wilson).

B. Formen mit mehreren kombinierten Heterochromosomentypen.

I. Monosom und Mikrochromosomen.[2])

a) Monosom mit Heterokinese II.

α) Mit Heteropyknose der Mikrochromosomen. Beispiel: Die Hemiptere Alydus pilosulus (Wilson).

β) Ohne Heteropyknose der Mikrochromosomen. Beispiel: Die Hemiptere Anasa tristis (Wilson).

[1]) Hier zeigt sich nach Blackmans Darstellung (1 a) insofern eine Besonderheit, als während der Wachstumsperiode des Spermiocyten die Chromatinelemente sich um das Heterochromosom als Zentrum in Form eines dichten kugeligen Haufens, der „Karyosphäre", anordnen, aus der sie in der folgenden Prophase durch einfaches Abwickeln wieder hervorgehen.

[2]) Hierher scheint auch die Hemiptere Syromastes marginatus zu gehören, obwohl deren Untersucher Gross (2) zu der Annahme gelangt, dass sich hier die an den Heterochromosomen abspielenden Veränderungen über zwei Generationen erstrecken und zwar so, dass in jeder Generation beide verschiedenen Stadien der Heterochromosomen nebeneinander erscheinen. Jedenfalls ist eine Nachprüfung unter diesem Gesichtspunkte erforderlich, da die von Gross beschriebenen Chromatinnucleoli im Beginn der Wachstumsperiode weit grösser sind als im späteren Stadium derselben (trotz gleicher Vergrösserungszahl), so dass die Möglichkeit einer Verwechslung vorliegt.

b) Monosom mit Heterokinese I.

Beispiel: Die Hemiptere Archimerus calcarator[1] (Wilson).

II. Monosom und ungleiche Idiochromosomen.

Monosom mit Heterokinese I: es resultieren vier verschiedene Spermidensorten. Beispiel: die Hemiptere Banasa calva (Wilson).[1]

Eine vergleichende Untersuchung von somatischen und Keimbahnzellen des Weibchens bei solchen Objekten, die in der Spermiogenese Heterochromosomen besitzen, ist erst von wenigen Autoren vorgenommen worden. Sutton (13) fand in den Spermiogonien der Orthoptere Brachystola magna 22 gewöhnliche Chromosomen und ein Monosom, in den Oogonien und Follikelzellen des Ovariums nur 22, von denen sich keines wie das Heterochromosom verhielt. Im Gegensatz hierzu konstatiert Wilson (15—17) bei zahlreichen von ihm untersuchten Hemipteren, dass in weiblichen Körper- und Keimbahnmitosen im Falle des Monosoms ein Chromosom (von der Grösse des Monosoms) mehr, im Falle der ungleichen Idiochromosomen an deren Stelle zwei gleiche Chromosomen von der Grösse des grossen Idiochromosoms vorhanden sind. Er lässt daher Weibchen durch diejenigen Spermien hervorbringen, die das Monosom resp. das grosse Idiochromosom empfangen haben, Männchen dagegen durch Spermien, denen das Monosom fehlt oder das kleine Idiochromosom zuerteilt wurde, und nimmt für diese Fälle eine konstante Beziehung zwischen Chromosomen und Geschlechtsdifferenzierung an. Zu ähnlichen Resultaten gelangte nach Wilsons Angabe bei dem Käfer Tenebrio (ungleiche Idiochromosomen) N. M. Stevens (11), deren Arbeit mir nicht zugänglich war.

II. Untersuchungen an Gryllus domesticus und Pyrrhocoris apterus.

1. Material und Methoden.

In erster Linie wurden männliche und weibliche Geschlechtsdrüsen von Gryllus domesticus L. untersucht, mit besonderer Berücksichtigung jüngerer Larven, so dass sich auch die Ge-

[1]) Im allgemeinen findet sich bei Orthopteren ein Monosom mit Heterokinese I, bei Hemipteren dagegen ein solches mit Heterokinese II. Die beiden von Wilson eingehend untersuchten Fälle der Hemipteren Archimerus und Banasa zeigen, dass diese Regel nicht ohne Ausnahme ist.

legenheit zur Beobachtung von somatischen Mitosen ergab. Das Material wurde von Januar bis April 1906 gesammelt. Als Fixationsmittel benutzte ich hauptsächlich das von Baumgartner für unser Objekt besonders empfohlene starke Flemmingsche Gemisch, das ich in der Regel 24 Stunden einwirken liess. Daneben kam unter anderem Zenkers Flüssigkeit zur Anwendung. Von Färbungsmethoden leisteten mir neben der häufig verwandten Heidenhainschen Eisenhämatoxylinmethode die Flemmingsche Dreifachfärbung[1]) (nach Flemmings starkem Gemisch) und das Biondische Gemisch (nach Zenkerscher Flüssigkeit) ganz besonders gute Dienste.

Die in Paraffin eingebetteten Objekte wurden meist in Serienschnitte von 5 μ Dicke zerlegt. Für gewisse Zwecke erwiesen sich dickere Schnitte als nützlicher.



Fig. 1.[2])
Gryllus domesticus. Spermiogonienmetaphase.
h Heterochromosom, violett gefärbt, die übrigen Chromosomen rot.
Flemmings Dreifachmethode.

Neben Gryllus gelangte unter ähnlichen Methoden Pyrrhocoris apterus L. zur Untersuchung, von der im folgenden nur der Beginn der Wachstumsperiode des Spermio- und Oocyten Berücksichtigung finden soll.

2. Das Heterochromosom in der Spermiogenese von Gryllus domesticus.

Die Geschichte des Heterochromosoms in der Spermiogenese von Gryllus domesticus[3]) hat bereits durch Baumgartner (1)

[1]) Dieselbe wurde nach der im Strasburgerschen Institut ausgebildeten Modifikation angewandt (Enzyklopädie der mikr. Technik, p. 1102).

[2]) Sämtliche Figuren, von Fräulein M. Techow angefertigt, sind halbschematisch gehalten und wurden bei Zeiss' Apochromatimmersion 2 mm, Apert. 1,30, Kompensationsokular 12 mittels des Abbeschen Zeichenapparates in Höhe des Arbeitstisches in den Konturen angelegt. Die den Figuren 1—10 zugrunde liegenden Präparate wurden mit Flemmings starkem Gemisch fixiert.

[3]) Zuerst aufgefunden wurde dieses Heterochromosom von de Sinéty (10), der es indessen nicht in allen Stadien verfolgte.

eine eingehende Schilderung erfahren, die ich in der Hauptsache durchaus bestätigen kann. Ich möchte an der Hand einer Reihe von Abbildungen, welche z. T. die von Baumgartner gegebenen ergänzen, einige wichtige Stadien aus der Geschichte unseres Elementes besprechen.

In den Spermiogonien (Fig. 1) findet sich neben den zwanzig länglich ovalen oder bohnenförmigen gewöhnlichen Chromosomen ein wesentlich grösseres, vielfach hufeisen- oder magnetförmiges Chromatinelement, welches sich bereits durch sein unpaares Auftreten als Heterochromosom charakterisiert. Bei der Flemmingschen Dreifachfärbung nimmt es, während die übrigen Chromosomen leuchtend rot gefärbt sind, einen violetten Ton an, eine Erscheinung, welche wohl auf dem etwas weniger dichten Bau dieses Chromosoms beruht. Ein ausserordentlich charakteristisches Bild gewährt die Spermiogonienanaphase (Fig. 2), indem hier die durch Längsspaltung des Heterochromosoms entstandenen beiden, mit den freien Ende neinander zugekehrten magnetförmigen Körper fast den ganzen Raum zwischen den durch die übrigen Chromosomen gebildeten Häufchen einnehmen. Dieses Stadium soll uns später zum Vergleich mit somatischen Mitosen dienen. Ich möchte aber darauf hinweisen, dass diese charakteristische Lagerung der Heterochromosomen nicht mehr besteht, nachdem die Auflösung der Chromosomen in der Telophase begonnen hat.

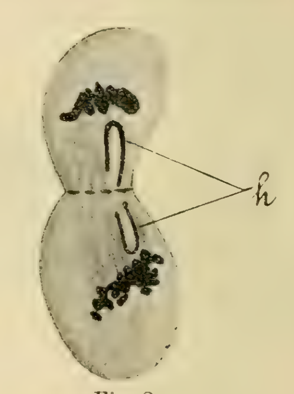


Fig. 2.
Gryllus domesticus.
Spermiogonienanaphase.
h Heterochromosom.

Während der gesamten Wachstumsperiode zeigen sich im Spermiocyten zwei nucleolusartige Körper (Fig. 3), von denen Baumgartner den einen als Heterochromosom, den andern als echten Nucleolus auffasste. Ich kann mich dieser Ansicht anschliessen, einmal auf Grund von Färbungsreaktionen, sodann im Hinblick auf die weiteren Entwicklungsvorgänge. Baumgartner gibt an, dass es ihm mit der Flemmingschen Dreifachmethode nur gegen Ende der Wachstumsperiode gelang,

das Heterochromosom vom echten Nucleolus zu differenzieren. Setzt man bei dieser Methode die Extraktion mit Nelkenöl etwas länger fort, so dass das Chromatin im Ruhestadium blass violett gefärbt wird, so gelingt es in fast allen Stadien des Spermiocyten (abgesehen von den jüngsten), die beiden Körper voneinander zu unterscheiden, dadurch, dass der als Heterochromosom aufgefasste leuchtend rot, der andere blass violett erscheint. Allerdings ist dieses Färbungsresultat kein ganz konstantes, indem mitunter sich in einzelnen Zellen beide Körper rot färben. Ein vollkommen

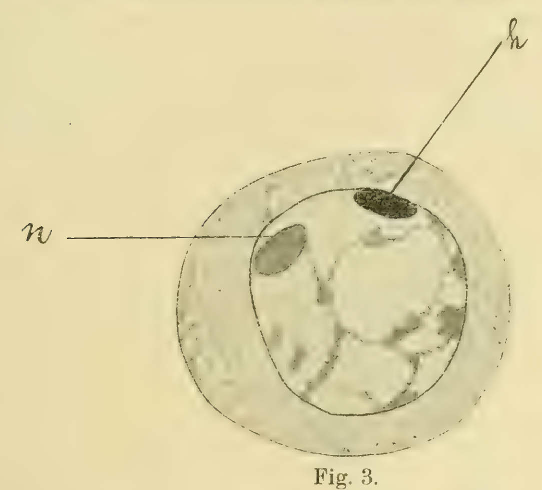


Fig. 3.

Gryllus domesticus. Spermiocyt inmitten der Wachstumsperiode. h Heterochromosom (rot gefärbt), n echter Nucleolus (blassviolett). Flemmings Dreifachsmethode.

eindeutiges Resultat gibt dagegen das Biondische Gemisch, und zwar in sämtlichen Stadien des Spermiocyten: stets wird der eine meist längsovale, der Kernmembran dicht anliegende Körper grün gefärbt, während der andere meist voluminösere und mehr im Kerninnern liegende Körper rot erscheint. Der erstere weist demnach die färberischen Eigenschaften eines Chromatinnucleolus, der letztere die eines echten Nucleolus auf. Eine Bestätigung dieses Ergebnisses erhielt ich bei Einwirkung von wässriger Methylgrünessigsäure (Methylgrün 0,3 Proz., Essigsäure 0,5 Proz.) auf die frisch zerzupfte Geschlechtsdrüse. Es fand sich in den Spermiocyten ein leuchtend grün gefärbter, der Kernmembran dicht angeschmiegter Chromatinnucleolus, während

der echte Nucleolus ungefärbt blieb oder eine sehr blasse Färbung annahm.

In der auf die Wachstumsperiode folgenden ersten Reifungsmitose finden wir ein Chromosom vor den übrigen in dreierlei Hinsicht ausgezeichnet: 1. durch seine häufig charakteristische wurstförmige Gestalt. 2. durch Heterokinese. 3. durch sein Verhalten zum Spindelapparat. Es ist dies das Heterochromosom. In der Metaphase zeigt es sich (Fig. 4 und 5) häufig dem einen Spindelpol genähert. häufig aber auch noch in der Äquatorebene. Etwas genauer sei auf sein Verhalten zum Spindelapparat eingegangen, da in dieser Beziehung meine Darstellung von der Baumgartners abweicht. Baumgartner lässt in den meisten seiner Figuren von dem Pole aus, dem das Heterochromosom



Fig. 4.

Gryllus domesticus. Spermiocytenäquatorialplatte.
h Heterochromosom (erst bei Hebung des Tubus um 4 μ sichtbar).

genähert liegt, eine Faser an dasselbe herantreten, die sich in ihrer Dicke von den sich an die übrigen Chromosomen begebenden nicht unterscheidet. Merkwürdigerweise bildet Baumgartner sehr kurze Polstrahlen ab, während an meinen Präparaten gerade die ausserordentliche Länge dieser Gebilde ins Auge fällt, die sich in der Äquatorebene kreuzen (Fig. 5) und mitunter sogar bis in das Niveau des gegenüberliegenden Centrosoms reichen können. Da in den meisten Figuren Baumgartners die an das Heterochromosom herantretende Faser um das Vielfache länger ist als die abgebildeten Polstrahlen, so kann es sich nicht um einen zufällig in der Nähe des Heterochromosoms gelegenen Polstrahl handeln. Baumgartner scheint vielmehr ausdrücken zu wollen, dass, wie an die übrigen Chromosomen

doppelseitig, sich an das Heterochromosom einseitig eine Zugfaser begibt. Dies kann ich nicht bestätigen. An Heidenhainschen Eisenhämatoxylinpräparaten, die nicht zu stark differenziert sind, ist ein sehr deutlicher Unterschied in der Dicke der an die Chromosomen herantretenden Halbspindelfasern und der viel zarteren Polstrahlen zu beobachten (Fig. 5). Besonders macht sich die grössere Dicke der Halbspindelfasern gegen ihren Ansatz an die Chromosomen zu bemerkbar, indem sie nach dem Spindeläquator hin gewissermassen anschwellen, während sie in der Nähe der Pole eben so zart gebaut sind wie die Polstrahlen. An das stets ausserhalb der Spindel im Polstrahlengebiet gelegene

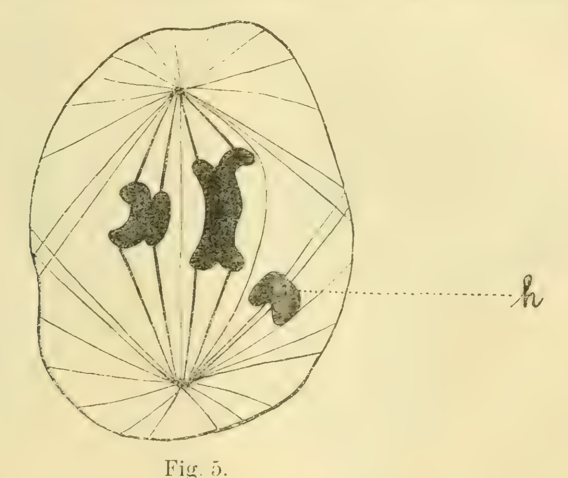


Fig. 5.
Gryllus domesticus. Spermiocytenmetaphase.
h Heterochromosom.

Heterochromosom habe ich nun niemals eine derartig verdickte Faser herantreten sehen. Die zarten Polstrahlen können in der Nähe des Heterochromosoms endigen, gehen aber eben so häufig an ihm vorbei. Neben den verdickten Halbspindelfasern finden sich zarte durchgehende Fasern. Eine solche habe ich mehrfach dicht am Heterochromosom vorbeiziehen sehen; ob es sich hier um einen zufälligen Befund oder um eine „Gleitfaser“ für das Heterochromosom handelt, sei dahingestellt.

Über das weitere Schicksal des Heterochromosoms gewähren die Fig. 6—8 rasche Orientierung. In dem nach der ersten Reifungsteilung eintretenden Ruhestadium, welches Baumgartner.

da die Auflösung des Chromatins nicht bis zur Bildung eines Kernreticulums führt, als „semiresting stage" bezeichnet, finden wir das Heterochromosom in seiner besonderen Membran vom übrigen Kern isoliert (Fig. 6), und zwar, entsprechend der vorangegangenen Heterokinese, nur in der einen Tochterzelle. Für die Untersuchung dieses Stadiums eignen sich etwas dickere Schnitte besser als solche von 5 μ, da sonst durch eventuelles Fortschneiden des Heterochromosoms die Klarheit des Bildes getrübt wird. Sehr lehrreich ist der Vergleich der in Fig. 7 und 8 dargestellten Präspermidentelophasen; die eine stammt von einer Präspermide, die durch Heterokinese ein Heterochromosom erhielt, die andere von einer solchen, die frei davon blieb. Man sieht hier mit grosser Anschaulichkeit, wie schliesslich nur

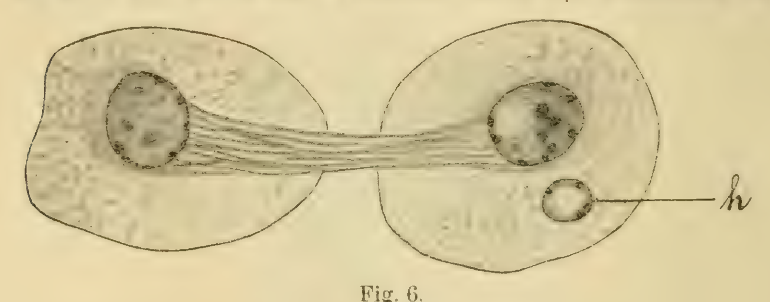


Fig. 6.
Gryllus domesticus. Spermiocytentelophase.
h Heterochromosom im eigenen Kernbläschen.

die Hälfte der Spermiden ein Heterochromosom empfängt. In der Tat findet man nur in einem Teile der Spermiden, wenn ihr Kern bläschenförmig geworden ist, einen der Kernmembran dicht anliegenden längsovalen Körper, der dem in den Spermiocyten beschriebenen Chromatinnucleolus durchaus ähnlich ist, nur dass er etwa die halbe Grösse besitzt, und auch die gleichen Färbungsreaktionen aufweist.[1])

Überblicken wir die eben gegebene Darstellung, so drängt sich die Frage auf: Ist der in der Wachstumsperiode des Spermiocyten vorhandene Chromatinnucleolus auch wirklich identisch mit dem in den Spermiogonien auftretenden hufeisenförmigen Chromatinelement, und ist das in der ersten Reifungsteilung Heterokinese erfahrende Chromosom wiederum auf jenen zurückzuführen?

[1]) Allerdings wurde er nicht frisch mit Methylgrünessigsäure untersucht.

Mit absoluter Sicherheit lässt sich diese Frage nicht bejahen, da das Heterochromosom seine in den Spermiogonien so charakteristische Gestalt nicht weiter bewahrt, und auch sein in den Spermiogonien hervortretender beträchtlicher Grössenunterschied gegenüber den gewöhnlichen Chromosomen doch nicht so bedeutend ist, um in den Reifungsmitosen, in welche die übrigen Chromosomen nach starkem Wachstum eintreten, noch besonders aufzufallen. Hier treten die an anderen in dieser Beziehung günstigeren Untersuchungsobjekten gewonnenen Ergebnisse helfend ein, und

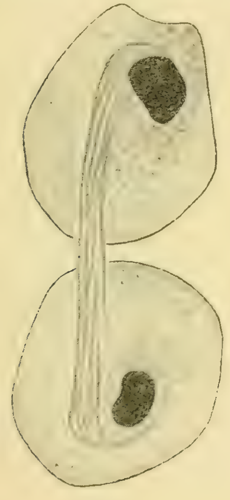


Fig. 7.
Gryllus domesticus.
Präspermidentelophase ohne Heterochromosom.

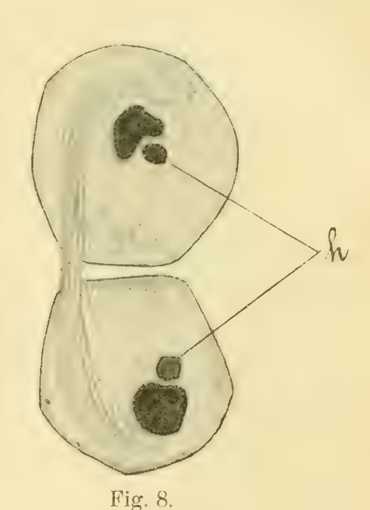


Fig. 8.
Gryllus domesticus.
Präspermidentelophase mit Heterochromosom h.

ich glaube, dass wir nach den Erfahrungen an Objekten wie Orphania denticauda oder Protenor belfragei, bei denen sich das Heterochromosom infolge seiner exzessiven Grösse stets mit Gewissheit wiedererkennen lässt, die Identität jener drei Gebilde als so gut wie sicher annehmen können. Einen Hinweis auf die Beziehung zwischen dem hufeisenförmigen Element in den Spermiogonien und dem Chromatinnucleolus in den Spermiocyten glaube ich in einer Beobachtung erblicken zu dürfen, die man mitunter an Spermiocyten machen kann: statt eines Chromatinnucleolus findet sich ein dünner, der Kernmembran dicht anliegender und

etwa fast ein Viertel ihres Umfanges einnehmender Faden; ich fasse dies so auf, dass hier das Heterochromosom seiner ursprünglichen langgestreckten Gestalt (allerdings unter Anlagerung an die Kernmembran) treu geblieben ist, anstatt in den länglich-ovalen Nucleolus überzugehen.

3. Somatische Mitosen des Männchens von Gryllus domesticus.

Gelegenheit zur Untersuchung somatischer Mitosen ergab sich beim Studium sehr junger Larvenhoden, die erst bis zur Bildung von Spermiogonien fortgeschritten waren. Hier fanden



Fig. 9.
Gryllus domesticus.
Anaphase einer somatischen Zelle (Hodenwandzelle) aus dem Larvenhoden.



Fig. 10.
Gryllus domesticus.
Anaphase einer Endfadenzelle aus dem Larvenovarium.

sich Hodenwandzellen, Spermiocystenzellen, Fettzellen reichlich in Mitose. Es fiel mir bald auf, dass das so charakteristische Bild der Spermiogonienanaphase sich bei den Körperzellen nicht wiederfand. Ein Vergleich von Fig. 9 mit Fig. 2 zeigt dies sehr deutlich; man gewinnt bereits aus dem Bilde der Anaphase den Eindruck, als ob das Heterochromosom in den Körperzellen nicht vorhanden sei In der Tat konnte ich bei Untersuchung zahlreicher Metaphasen niemals ein durch Grösse und hufeisenförmige Gestalt ausgezeichnetes Chromatinelement auffinden. Allerdings sind zur Zählung geeignete Äquatorialplatten äusserst selten, da die Chromosomen nie streng in einer Ebene liegen. So ergab sich in den wenigen, für Zählung brauchbaren Fällen auch nur annähernd die Zahl 20. Bemerkt sei noch, dass sämtliche Chromosomen länger und dünner sind als in den Spermiogonien.

4. Mitosen aus den Endfäden des Larvenovariums von Gryllus domesticus.

Die hier beobachteten Mitosen sind den männlichen somatischen sehr ähnlich; auch hier zeigt die Anaphase (Fig. 10) einen bemerkenswerten Gegensatz zur Spermiogonienanaphase, indem kein magnetförmiges grosses Element zu sehen ist; auch hier ist das Verhalten in der Metaphase ein gleiches, und es ergibt sich nur mit Wahrscheinlichkeit als Zahl der Chromosomen 20, unter denen kein durch Grösse oder Gestalt sich auszeichnendes Chromatinelement gefunden wird.

Oogonienmitosen habe ich nur äusserst spärlich angetroffen und auch dann in ungünstiger Lagerung.

Ob die Endfadenzellen zum Teil der Keimbahn angehören, ist mindestens sehr fraglich. Folgt man der embryologischen Darstellung von Heymons (6), so sind sie, da mesodermalen Ursprungs, als Körperzellen aufzufassen.

Ich kann daher nur mit Wahrscheinlichkeit eine Übereinstimmung zwischen männlichen und weiblichen Körperzellen feststellen, über weibliche Keimbahnzellen aber noch nichts aussagen. Ich hoffe, die hier vorhandenen Lücken durch weiteres Suchen nach günstigen Körpermitosen beider Geschlechter sowie nach Oogonienmitosen später ausfüllen zu können.

5. Synapsisstadium des Spermio- und Oocyten von Pyrrhocoris apterus.

Im dritten Teile seiner „Chromosomenstudien“ berichtet Wilson (17), dass er bei einer Reihe von Hemipteren, die im Synapsisstadium des Männchens einen Chromosomnucleolus aufwiesen, keine Spur eines derartigen Körpers im entsprechenden Stadium beim Weibchen gefunden habe. Wilson zieht hieraus einen allgemeinen Schluss auf grössere Aktivität gewisser Chromosomen beim Weibchen als beim Männchen, indem er den in Form eines Chromatinnucleolus ausserhalb des Synapsisknäuels verbleibenden Chromosomen eine mehr passive Rolle zuschreibt. Da ich nun bei Pyrrhocoris apterus zum entgegengesetzten Untersuchungsergebnis gelangt bin, so sei darüber kurz berichtet.

Ein Vergleich der Synapsisstadien beider Geschlechter (Fig. 11 und 12) ergibt bei beiden einen nucleolusartigen Körper, der nach Behandlung mit dem Biondischen Gemisch grün und bei

Flemmingscher Dreifachmethode leuchtend rot erscheint. Das weibliche Synapsisstadium weist ausserdem einen echten Nucleolus auf, der durch Biondis Gemisch rot und mittels Flemmings Dreifachmethode blass violett gefärbt wird. Den Chromatinnucleolus des Männchens dürfen wir, da nach Henkings (4)

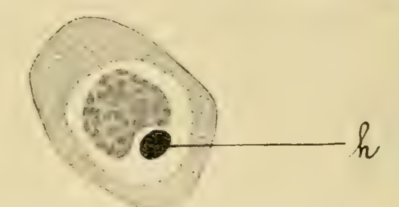


Fig. 11.
Pyrrhocoris apterus. Spermiocyt im Synapsisstadium.
h Heterochromosom. Fixation mit Hermanns Gemisch.

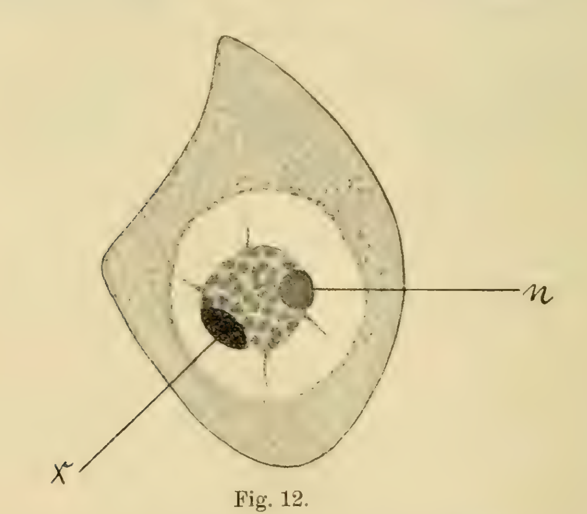


Fig. 12.
Pyrrhocoris apterus. Oocyt im Synapsisstadium.
x Körper mit den Färbungsreaktionen eines Chromatinnucleolus,
n echter Nucleolus. Fixation mit Hermanns Gemisch.

Darstellung Pyrrhocoris ein Monosom besitzt, als Heterochromosom im Zustande der Heteropyknose betrachten. Welche Deutung dem Chromatinnucleolus beim Weibchen zu geben ist, vermag ich nicht zu sagen. Es sei hervorgehoben, dass er im Synapsisstadium mit absoluter Konstanz auftritt, während der echte Nucleolus öfters vermisst wird, vielleicht weil er im

Chromatinknäuel verborgen liegt. Ich fand den Chromatinnucleolus auch in grösseren Oocyten nach der Synapsis, wenn die einzelnen Chromatinfäden sich bereits voneinander isoliert haben, und zwar manchmal mit einer deutlichen Einschnürung, daneben den blassen echten Nucleolus.

Übrigens ist der Chromatinnucleolus des Oocyten Henking, dem Entdecker der Heterochromosomen, nicht entgangen. Nachdem er eine anschauliche Schilderung des damals noch nicht besonders benannten Synapsisstadiums gegeben hat, heisst es in seiner Darstellung (5): „Neben dem Fadenknäuel sieht man oft einen deutlich gesonderten kompakteren Chromatinkörper" und an späterer Stelle: „Der nucleolusartige Körper behält seine kompakte Form länger als der Fadenknäuel. Wenn dieser aber völlig gelockert ist, vergrössert sich auch dessen Oberfläche, indem er knotenförmige Vorsprünge erhält, so dass er schliesslich wie ein Haufen von Körnchen erscheinen kann."

6. Zusammenfassung der Ergebnisse.

A. Gryllus domesticus.

1. In der Spermiogenese findet sich ein Heterochromosom vom Monosomentypus mit Heterokinese I, welches sich in den Spermiogonien vor den 20 gewöhnlichen Chromosomen durch besondere Grösse und Gestalt auszeichnet.

2. In der ersten Reifungsmitose begeben sich an die gewöhnlichen Chromosomen Halbspindelfasern, die von stärkerer Dicke sind als die Polstrahlen; das Heterokinese erfahrende Monosom erhält keine derartige Faser.

3. In männlichen somatischen Mitosen sowie in Mitosen aus den Endfäden des Ovariums findet sich kein dem Heterochromosom der Spermiogonien vergleichbares Element; die Zahl der Chromosomen beträgt wahrscheinlich 20.

B. Pyrrhocoris apterus.

Im Synapsisstadium sowohl des Spermio- als des Oocyten ist ein Chromatinnucleolus vorhanden.

Eine kurze Diskussion gewisser Untersuchungsergebnisse sei angefügt.

Betreffs der Beziehungen des in Heterokinese begriffenen Monosoms zum Spindelapparat hat de Sinéty (10) bei Orphania

denticauda angegeben, dass es, exzentrisch gelegen, häufig mit der Spindel verbunden sei, zuweilen aber auch mitten im Cytoplasma angetroffen werde. Boveri (18) hat nach den Abbildungen de Sinétys die Vermutung geäussert, dass der Transport des Monosoms nicht durch den karyokinetischen Fadenapparat bewirkt werde und es je nach seiner zufälligen Lage in die eine oder andere Tochterzelle gelange. Auf Grund der von mir mitgeteilten Beobachtungen glaube ich Boveris Annahme für Gryllus domesticus bestätigen zu können.

Der zwischen den Spermiogonien und den somatischen Zellen von Gryllus domesticus sich darstellende Unterschied lässt es wünschenswert erscheinen, eine Untersuchung der Embryonalentwicklung von Gryllus bis zur Sonderung der Keimzellen mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse vorzunehmen. Heymons (6) ist auf Gruud embryologischer Untersuchungen zu der Vorstellung gelangt, dass bei Gryllus domesticus die Trennung der Keimbahnzellen von den somatischen Zellen sehr frühzeitig erfolge; vielleicht gelingt es bei Beachtung des Verhaltens der Chromosomen, diesen Zeitpunkt exakt zu ermitteln. Nehmen wir, was ich bisher nur als wahrscheinlich angeben kann, die Zahl der Chromosomen in den Körperzellen als 20 an, so erhebt sich die interessante Frage, in welcher Weise die Sonderung in Zellen mit Heterochromosom und ohne Heterochromosom vor sich gehe. Stellen wir uns auf den Standpunkt der Individualitätstheorie der Chromosomen, so müssen wir eine Art von „Diminutionsprozess“ annehmen; andernfalls besteht die Möglichkeit, dass das Heterochromosom im Beginn der Entwicklung noch nicht vorhanden ist und erst später auftritt. Jedenfalls scheint sich mir im Studium der frühen Embryonalentwicklung von Gryllus domesticus ein ausgezeichneter Prüfstein für die Theorie der Chromosomenindividualität darzubieten.

Da mir sichere weibliche Keimbahnzellen von Gryllus domesticus nicht zur Verfügung standen, so kann ich zu der interessanten von Sutton und Wilson an verschiedenen Objekten verschieden beantworteten Frage nach der Beziehung zwischen Chromosomen und Geschlecht noch keine Stellung nehmen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat O. Hertwig, der mir die Anregung zur vorliegenden Untersuchung gab, hierfür sowie für sein liebenswürdiges Interesse am Verlaufe der Arbeit, sodann für freundliche Unterstützung mit neuester Literatur und die ausserordentliche Liberalität, mit der er mir die Institutsmittel zur Verfügung stellte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ferner seien die Herren Prof. R. Krause, Privatdozent Dr. H. Poll und Dr. W. Berg für mannigfache wertvolle Ratschläge meines ergebensten Dankes versichert.

Berlin, Ende Juli 1906.

Literaturverzeichnis.

(Eine ausführliche Zusammenstellung der Heterochromosomen-Literatur findet sich bei 7 und 8.)

1. Baumgartner, W. J.: Some new Evidences for the Individuality of the Chromosomes. Biol. Bull. VIII. 1904.

1a. Blackman, M. W.: The Spermatogenesis of Scolopendra Heros. Bull. Mus. Comparat. Zool., Harvard College. Bd. 48. 1905.

2. Gross, J.: Die Spermatogenese von Syromastes marginatus L. Zool Jahrb., Anatomie XX. 1904.

3. Häcker, V.: Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1904.

4. Henking, H.: Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris apterus L. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 51. 1891.

5. Derselbe: Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 54. 1892.

6. Heymons, R.: Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.

7. Mc Clung, C. E.: The Accessory Chromosome — Sex Determinant? Biol. Bull. III. 1902.

8. Montgomery, Th. H.: The Spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with general considerations upon chromosome reduction and the heterochromosomes. Proc. Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia. 1905.

9. Derselbe: The Terminology of aberrant Chromosomes and their Behavior in certain Hemiptera. Science. Vol. XXIII. Jan. 1906.

10. de Sinéty, R.: Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. La Cellule. XIX. 1901.

11. Stevens, N. M.: Studies in Spermatogenesis with especial Reference to the „Accessory Chromosome". Publication No. 36. Carnegie Institution, Washington. 1905.
12. Sutton, W. S.: The Spermatogonial Divisions in Brachystola magna. Bull. Univ. Cansas. IX. 1900.
13. Derselbe: On the Morphology of the Chromosome Group in Brachystola magna. Biol. Bull. IV. 1902.
14. Wilson, E. B.: Studies on Chromosomes. I. The Behavior of the Idiochromosomes in Hemiptera. Journ. Exper. Zool. Vol. II. 1905.
15. Derselbe: The Chromosomes in Relation to the Determination of Sex in Insects. Science. Vol. XXII. Okt. 1905.
16. Derselbe: Studies on Chromosomes. II. The paired Microchromosomes, Idiochromosomes and Heterotropic Chromosomes in Hemiptera. Journ. Exper. Zool. Vol. II. 1905.
17. Derselbe: Studies on Chromosomes. III. The sexual Differences of the Chromosome Groups in Hemiptera with some Considerations on the Determination and Inheritance of Sex. Journ. Exper. Zool. Vol. III. 1906.
18. Boveri, Th.: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.
19. Wallace, L. B.: The Spermatogenesis of the Spider. Biol. Bull. VIII. 1905.

Die Analogie in der Entwicklung der Knochen- und Zahnbeingrundsubstanz der Säugetiere nebst kritischen Bemerkungen über die Osteoblasten- und Odontoblastentheorie.

Von

Dr. K. v. Korff,

II. Prosektor am anatom. Institut zu Kiel.

Hierzu Tafel XIX.

Meine mitgeteilten Befunde über die erste Anlage der histologischen Bestandteile des Dentins stehen in scharfem Gegensatz zu der bisherigen Auffassung von der Genese des Dentins. Ich habe gezeigt, dass die Grundsubstanz nicht homogen, sondern von vornherein fibrillär angelegt wird. Nicht die Odontoblasten, sondern die Fibrillen der Pulpa bilden die ersten Fibrillen des Dentins.

Die deutlich erkennbaren Strukturen der ersten Dentinanlage wiesen mich auf histogenetische Untersuchungen des Knochengewebes. Ich habe geprüft, ob hier ähnliche oder dieselben Entwicklungserscheinungen wie bei der Histogenese des Dentins vorliegen, ob die von Gegenbaur aufgestellte, von Waldeyer bestätigte Osteoblastentheorie auch bei Anwendung von scharf differenzierenden Untersuchungsmethoden weiter anerkannt werden muss, ob sie imstande ist, die späteren Wachstumserscheinungen zu erklären.

Meine histogenetischen Befunde über das Dentin werde ich später in Anbetracht der analogen genetischen Erscheinungen der Hauptsache nach wieder anführen und bezüglich der Umlagerung der ersten Fibrillen vervollständigen.

Das Material meiner Untersuchungen stellen die in Entwicklung begriffenen Bindegewebsknochen von Säugetieren (Embryonen, Neugeborenen) dar. Vor allem wurden untersucht die in lockerem embryonalem Bindegewebe gelegenen Knochenbälkchen des Unterkiefers, Oberkiefers, Palatinums (Schwein, Katze, Hund, Meerschweinchen), dann die Deckknochen an der Dorsalseite des

Schädels (Katze), die aus dem Periost hervorgehenden Knochenbälkchen der langen Röhrenknochen (Hund, Mensch, Meerschweinchen), dann der etwa 1 cm lange Stirnbeinhöcker vom neugeborenen Kalbe. Die noch wenig Kalksalze enthaltenden Knochen wurden durch die fixierende Flüssigkeit meist selbst entkalkt; als solche wählte ich hauptsächlich öfter gewechseltes Flemmingsches Gemisch, Sublimat-Alkohol-Eisessig, Zenkersche Flüssigkeit oder Sublimat. Vor der Fixierung wurden die Objekte in möglichst dünne Längs- oder Querschnitte zerlegt, so dass eine schnelle Entkalkung, ein in alle Gewebsschichten gleichmässig schnelles Eindringen der Flüssigkeiten stattfinden konnte.

Die angewandten Färbemethoden sind folgende:

I. Eisenalaun-Hämatoxylinfärbung nach M. Heidenhain mit nachfolgender Bindegewebsfärbung.

1. Färben der aufgeklebten Schnitte in der von M. Heidenhain angegebenen Weise (24 Stunden).
2. Differenzieren mit Eisenalaunlösung, bis die bereits verkalkt gewesenen Stellen der Grundsubstanz, welche sich am intensivsten färben, sich zu entfärben anfangen.
3. Abspülen im fliessenden Wasser (etwa 15 Minuten).
4. Färben der fibrillären Grundsubstanz:

Die Schnitte kommen aus Wasser in 95% Alkohol, dann auf 10—15 Minuten in sehr dünne alkoholische Lösungen von Rubin S (ca. 0,25 Rubin S 500—1000 Alkohol) oder in konzentrirte oder verdünnte alkoholische Lösungen der von M. Heidenhain eingeführten Farbstoffe für Bindegewebe, der Chromotropen. Die Osteoblasten, Knochenzellen, Odontoblasten färben sich stärker schwarz als die Bindegewebszellen. Die Ausläufer von Osteoblasten und Knochenzellen und weichen Zahnfasern erscheinen homogen blassgrau, die unverkalkten Stellen der Grundsubstanz differenzieren sich als rot gefärbtes Flechtwerk von Fibrillen. Die verkalkt gewesenen Stellen färben sich homogen tiefschwarz.

II. Färbung in einer Mischung von zwei Farbstoffen von Präparaten, die in chromsäurehaltigen Flüssigkeiten fixiert waren: Rubin S 2, Orange G 1, Glycerin 7, aq. destill. ad 100. Dieses Gemisch färbt fast momentan (½ Min). Die gefärbten Schnitte werden in 95% Alkohol extrahiert.

Osteoblasten und Knochenzellen und Odontoblasten färben sich orange, ebenso, wenn auch nicht so scharf, deren homogene Ausläufer; die Fibrillen der unverkalkten Grundsubstanzen und die in sie übergehenden Fibrillenbündel erscheinen deutlich rot. Die verkalkt gewesenen Stellen der Grundsubstanzen färben sich orange oder gelb mit verschiedenen Nuancierungen.

Die von M. Heidenhain eingeführten Chromotropen färben die Bindegewebsfibrillen ebenso deutlich wie Rubin S. Dieselben sind dem Rubin S insofern vorzuziehen, als die mit ihnen gefärbten Bindegewebsfibrillen nach den Erfahrungen von M. Heidenhain den einmal angenommenen Farbenton beibehalten, während die Rubin S-Färbung der in Kanadabalsam eingeschlossenen Fibrillen bald mehr bald weniger schnell verblasst. Die von vielen Autoren angewandte Färbung von Hämatoxylin und Eosin hat sich als unzweckmässig erwiesen; die Fibrillen werden mit Eosin nicht scharf differenziert.

Das lockere embryonale Bindegewebe, in dem sich die Knochenbälkchen entwickeln, ist reich an Bindegewebsfibrillen und jungen Bindegewebszellen, die sich durch mitotische Teilung stark vermehren, ähnlich dem Gewebe von wachsenden Zahnpulpen. Besonders in der innersten periostalen Schicht der langen Röhrenknochen kann man die markantesten Stadien des Monasters und Diasters während der Mitose häufig antreffen. Das Verhalten der Zellen zu den Fibrillen ist an vielen Bindegewebszellen zu erkennen. An den in Flemmingschem Gemisch fixierten Präparaten erkennt man, wie aus dem Protoplasma der Bindegewebszellen die Fibrillen hervorgehen. Der Sachverhalt erscheint nicht etwa so, dass an einer bestimmten Stelle das Protoplasma aufhört und die Fibrille anfängt, sondern so, dass der Übergang ein sehr allmählicher ist, dass die Protoplasmafärbung an einer Übergangsstrecke immer schwächer, die Fibrillenfärbung mit Rubin S dagegen peripheriewärts immer markanter wird. Öfter habe ich Bilder gesehen, welche den Entwicklungsmodus der Fibrillen, wie ihn Spuler in seinen ausführlichen und genauen Untersuchungen über die Entstehung der Fibrillen aus dem Protoplasma der Bindegewebszellen beschreibt, dartun. Im Zellleib gelegene, geradlinig verlaufende Reihen von dicht aneinander gelagerten feinen Körnern des Protoplasmas, gehen in

Fibrillen, unter Verschwinden trennender Zwischenräume, über. Erst ausserhalb des Zellleibes nehmen die Fibrillen die intensive Bindegewebsfärbung an. Sie lassen sich auf weite Strecken verfolgen, kreuzen in geschlängeltem Verlauf die Bindegewebszellen und deren Ausläufer. Sie zeigen charakteristische glatte Oberfläche, erscheinen immer homogen. Auf Schnittpräparaten sieht man natürlich die bei weitem grösste Anzahl von Fibrillen nicht in ihrer ganzen Ausdehnung, welche als sehr lang angesehen werden muss. Bei der ausserordentlichen, kaum messbaren Feinheit und grossen Anzahl derselben, liegen sie selbst in den feinsten Schnitten überall massenhaft übereinander und kreuzen sich in allen möglichen Richtungen (Fig. 2, L. e. B.). (Fig. 1.)

In der innersten Schicht des Periostes (Fig. 1, I. Sch.), in dem „ossificierenden Blastem" (Koelliker), oder dem „osteoiden Gewebe des Periostes" (Virchow) ist von Rollet und anderen ein Reticulum des Gewebes beschrieben. Dies findet sich, wie ich besonders hervorheben möchte, nach meinen Präparaten niemals in dem lockeren, stark wachsenden Bindegewebe. Die Bindegewebszellen setzen sich nicht miteinander zur Konstitution eines Reticulums in Verbindung. Ebensowenig treffen wir im analogen Gewebe der wachsenden Zahnpulpa jemals ein Reticulum an. Wir haben es hier wie dort vielmehr mit einem Gewebe zu tun, das bei stets stattfindender und nachweisbarer mitotischen Vermehrung seiner zelligen Elemente die eine Hauptaufgabe hat, immer neue, zunächst isoliert laufende Bindegewebsfibrillen zu differenzieren, die, wie ich später zeigen werde, für die Bildung der Grundsubstanz das hauptsächlichste Moment bilden.

Nach Sublimatfixierungen färbt Rubin S oft im lockeren embryonalen Bindegewebe, in dem sich die Knochenbälkchen entwickeln, sowie in der Zahnpulpa die sich bildenden Fibrillen nicht so intensiv wie die mit diesen kontinuierlichen Fibrillen der ersten Anlage von Knochen- und Dentingrundsubstanz. Es ist wahrscheinlich, dass diese nuancierende Reaktion auf Rubin S der Ausdruck ist für eine, wenn auch nur geringe Verschiedenheit in der chemischen Zusammensetzung, oder für die verschiedene Dichtigkeit der färbbaren Fibrillensubstanz bei den verschiedenen Abschnitten der Bindegewebsfibrillen. Demnach bilden die ersten, jüngst entstandenen, oft noch in nachweisbarem Zusammenhang mit den Bindegewebszellen stehenden Abschnitte der Fibrillen

chemisch eine Vorstufe zu den echten oder collagenen Bindegewebsfibrillen sowohl der Knochen als der Dentingrundsubstanz. Die collagene Fibrille ist hiernach ein sekundäres Produkt. Der Collagengehalt derselben, der sie charakterisiert, bildet schliesslich wohl den Hauptbestandteil derselben, die anderen konstituierenden Teile treten bei der reifen Fibrille zurück. Bei der „unreifen Fibrille" dürften sie mehr überwiegen.

An dem wachsenden Knochenbälkchen lassen sich besonders leicht zwei Entwicklungsstadien histologisch unterscheiden. Das erste ist charakterisiert lediglich durch sich kreuzende Fibrillenbündel ohne färbbare Interfibrillarsubstanz, wir finden es an der Peripherie, das zweite dadurch, dass ausser der fibrillären auch eine f ä r b b a r e interfibrilläre homogene Substanz entwickelt ist. Diese Stellen entsprechen den zentralen Abschnitten des Knochenbälkchens (Fig. 2). In diese interfibrilläre f ä r b b a r e Substanz werden wahrscheinlich die Kalksalze abgelagert (S p u l e r). Gleichzeitig mit der Verknöcherung entsteht ein dem Stoffwechsel dienendes Röhrensystem, in das differenzierte Bindegewebszellen ganz oder nur mit ihren Fortsätzen zu liegen kommen (Knochenzellen, Osteoblasten, [Fig. 3]).

An den Stellen, wo wir die Bildung der fibrillären Grundsubstanz als erstes Stadium erkennen können, an der Peripherie des wachsenden Bälkchens, ist ein Flechtwerk von sich kreuzenden Fibrillenbündeln mit zwischenliegenden, sich modifizierenden Bindegewebszellen, angelegt. Das Gewebe der Fibrillenbündel ist bald mehr locker, bald mehr dicht. Bei den sich hauptsächlich der Fläche nach ausbreitenden Knochen, wie den dorsalen Schädeldeckknochen, sind die sich kreuzenden Fibrillenbündel in ähnlicher Orientierung mehr oder weniger parallel zur Schädeloberfläche gelegen. Ihre Herkunft ist daher auf Flachschnitten verhältnismässig leicht zu erkennen. Schwieriger ist die Orientierung bei unregelmässiger sich ausbreitenden Knochenanlagen. Hier werden die Fibrillenbündel, einerlei, wie man die Schnittrichtung wählt, selten der Länge nach, öfter quer, am häufigsten schräg durchschnitten. In beiden Fällen handelt es sich um ein sehr kompliziert zusammengesetztes Flechtwerk von Fibrillenbündeln, die meist in verschiedenen Ebenen liegen und sich in allen möglichen Richtungen kreuzen.

Die Bindegewebsfibrillen dieser ersten unverkalkten Anlage

von Knochengrundsubstanz bilden nun nicht etwa ein in sich abgeschlossenes Gewebe, sondern stehen mit den beschriebenen Fibrillen des peripheren embryonalen, stark wuchernden Bindegewebes in kontinuierlichem Zusammenhang. Die Bindegewebszellen vermehren sich hier, wie erwähnt, durch mitotische Teilung und differenzieren sehr zahlreiche Bindegewebsfibrillen. Die letzteren laufen, von verschiedenen Richtungen kommend, pinselartig zusammen; dann legen sie sich zu Fibrillenbündeln aneinander und gehen kontinuierlich in die Fibrillenbündel der ersten Knochengrundsubstanz über. Da sich die so zahlreich entstehenden Fibrillenbündel nach einer bestimmten Stelle konzentrieren und von den verschiedensten Richtungen kommen, finden die mannigfachsten Kreuzungen statt. Es entsteht ein Flechtwerk von Fibrillenbündeln als erste Anlage des Knochengewebes. Einzelne Fibrillen des lockeren peripheren Bindegewebes strahlen selten in das Knochenbälkchen ein, meist immer Fibrillenbündel (Fig. 1, 2).

A. Spuler, welcher die von mir zuerst angeführte Untersuchungsmethode ebenfalls bei seinen osteogenetischen Untersuchungen benutzte, hebt ausdrücklich hervor, dass auch die weiter vom Knochenbälkchen entfernt gelegenen Bindegewebszellen sich an der Bildung der collagenen Fibrillen der Knochengrundsubstanz beteiligen. Dass die von den Bindegewebszellen gebildeten Fibrillen einzeln in den fibrillären Saum übergehen, habe ich zwar auch beobachtet, doch die bei weitem grösste Menge der Bindegewebsfibrillen geht erst nach der Formation von Fibrillenbündeln in die Grundsubstanz über.

Ganz anders sieht das Gewebe am Saume eines wachsenden Knochenbälkchens aus, welches nur mit einer gewöhnlichen Protoplasmafärbung gefärbt wurde. Die fibrilläre Struktur tritt nicht deutlich hervor; die ganze Grundsubstanz erscheint homogen. Am Saume liegen scheinbar nur die Osteoblasten, welche bei den häufigen Tangentialschnitten des Bälkchens eine dichtgedrängte Lage vortäuschen, und mit ihren Fortsätzen scheinbar kontinuierlich in die Grundsubstanz übergehen. Dass dies, wie die scharf differenzierende Eisenalaun-Hämatoxylinmethode zeigt, nicht der Fall ist, und dass die Angaben Gegenbaurs und Waldeyers über das spezielle Verhalten der Osteoblasten bei der Knochensubstanzbildung nicht zutreffen oder wenigstens in keiner Weise erkannt werden können, werde ich später erörtern.

Die von mir beschriebenen Erscheinungen am Saume des Knochenbälkchens müssen als osteogenetische aufgefasst werden. Dies geht daraus hervor, dass sie immer da zu beobachten sind, wo ein ständiges Wachstum der Knochen erfolgen muss. Daher finden wir das Einstrahlen der von Bindegewebszellen gebildeten Fibrillen in den Saum des Knochenbälkchens an den Endphalangen junger Tiere, den peripheren periostalen Knochenbälkchen, in der Spitze wachsender Rehgehörne, im Stirnzapfen vom Kalbe. Anderseits fehlen diese Vorgänge, wo das Wachstum der Knochenbälkchen ruht oder die Knochensubstanz resorbiert wird, wie an denjenigen periostalen Knochenbälkchen, welche in der Nähe der Markhöhle der langen Röhrenknochen liegen.

Das zweite Entwicklungsstadium finden wir in den zentralen Stellen der Knochenbälkchen. Hier tritt eine zweite färbbare homogene interfibrilläre Substanz auf, welche die Fibrillenbündel maskiert, die Grundsubstanz homogen erscheinen lässt und in welche die Kalksalze abgelagert werden (Fig. 2). Diese verkalkten zentralen Stellen haben gegenüber den peripheren, sich nur acidophil färbenden, eine ausgesprochene „Basophilie", was auf die Anwesenheit der interfibrillären färbbaren Substanz zurückgeführt werden muss. Entfernt man nämlich durch längeres Verweilenlassen der Präparate in Macerationsflüssigkeit (Salpetersäure, 2—5 %) die interfibrilläre Substanz, so erscheinen die verkalkt gewesenen Stellen wieder fibrillär und zugleich mit dem Wiedersichtbarwerden der fibrillären Struktur färbt sich die Grundsubstanz intensiv mit sauren Farbstoffen. Auch Flemmingsches Gemisch zersetzt die färbbare basophile Interfibrillärsubstanz, wenn sie öfter erneuert wird und mehrere Monate auf nicht zu sehr verkalkt gewesene Knochenstücke einwirkt. Gegenüber diesen zentralen, für gewöhnlich homogenen, verkalkten, basophilen Abschnitten, bleibt der Saum des wachsenden Knochenbälkchens unverkalkt, ohne färbbare Interfibrillarsubstanz, also rein fibrillär und färbt sich nur acidophil.

Die Osteoblasten zeichnen sich vor den gewöhnlichen Bindegewebszellen durch ihre stärkere Färbbarkeit aus. Ihr Kern ist sehr chromatinreich, liegt stark exzentrisch zum Zelleib, meist an der dem Knochenbälkchen abgewandten Seite. Ihrer Form nach sind sie sehr verschieden. Auf Schnittpräparaten trifft man lange, den Elfenbeinzellen gleichende, öfters werden kurze, nach aussen

abgerundete, beobachtet. Der Zellleib zeigt ähnlich den Elfenbeinzellen zwei differente Abschnitte, einen stark gekörnten, basalen, dem Kern anliegenden, und einen mehr homogenen peripheren, nach dem Saume des Knochenbälkchens zu gerichteten. Hier gehen aus dem Protoplasma mehr oder weniger zahlreiche Fortsätze hervor, die Fortsätze sind von der Grundsubstanz des Knochens scharf abgesetzt (Fig. 3), liegen von Anfang an in den Kanälchen der Knochensubstanz und anastomosieren mit den Protoplasmafortsätzen der Knochenzellen (Fig. 3), welche ebenfalls in ein Kanalsystem eingelagert werden, in das vom Saume des Bälkchens die Gewebeflüssigkeit für den Stoffwechsel eindringen kann.

Im Zellleib der Osteoblasten entwickeln sich zahlreiche basophile Körner, die scheinbar in die Fortsätze übergehen. Spuler gibt an, dass dieselben durch Vermittlung der Fortsätze in die Grundsubstanz abgelagert werden. Wahrscheinlich wird in diesen Körnern die interfibrilläre Substanz des Knochens vorgebildet, welche später verkalkt.

Entwicklungsgeschichtlich müssen die Osteoblasten als stark modifizierte Bindegewebszellen aufgefasst werden. Sie gehen in ähnlicher Weise aus denselben hervor, wie die Elfenbeinzellen aus den Pulpazellen. Die Differenzierung der peripheren Pulpazellen ist leichter zu erkennen, weil die sehr allmählich ineinander übergehenden Entwicklungsstadien ziemlich dicht aneinander in einer Zellreihe liegen. Wir können hier das charakteristische in die Länge wachsen des Zellleibes, die exzentrische Verlagerung des Kerns, verfolgen. Schwieriger ist diese allmähliche Umbildung der Bindegewebszellen in Osteoblasten und Knochenzellen zu erkennen. Doch aus der Fig. 2 können wir, möchte ich glauben, entnehmen, wie der Vorgang der allmählichen Differenzierung sich macht. Die weit vom Knochensaume entfernt gelegenen Bindegewebszellen sind meist spindelförmig, einzelne sternförmig. In der Nähe des Saumes, wo sich die aufs Knochenbälkchen zulaufenden Fibrillenbündel näher aneinanderlegen, nehmen die Zellen an Grösse zu, ganz dicht am Bälkchensaume entwickeln sie stärkere, fast ausschliesslich nach dem Bälkchen gerichtete Protoplasmafortsätze, aber keine Fibrillen mehr. In ihrem Zellleib bilden sich basophile Körner. Die Protoplasmafortsätze dringen in die Lücken zwischen den Fibrillenbündeln ein. Die Zellen sind zu Osteoblasten geworden. An ganz im Innern des

Bälkchens liegenden Zellen haben sie noch mehr Fortsätze nach allen Richtungen hin entwickelt, die sich, wie aus Fig. 3 hervorgeht, mit denen der Osteoblasten verbinden und in Knochenkanälchen liegen. Dies charakteristische Verhalten der Osteoblasten und Knochenzellen macht meiner Meinung nach eine Beteiligung derselben an der Bildung der collagenen Fibrillen der Grundsubstanz unmöglich, denn andere Fortsätze als die in den Knochenkanälchen gelegenen lassen sich nicht nachweisen. Offenbar ist mit der Umwandlung zur Osteoblastenzelle auch die Funktion der Zelle eine wesentlich andere geworden. Als Bindegewebszelle differenziert sie Fibrillen, als Osteoblast entwickelt sie nur in Knochenkanälchen gelegene Fortsätze und in den basophilen Körnern des Zelleibes wahrscheinlich die später in die Grundsubstanz eingelagerte Interfibrillarsubstanz, wie wir es auch für die Elfenbeinzelle annehmen müssen.

Die Angaben Waldeyers und Gegenbaurs, dass die Osteoblasten sich öfter durch Teilung vermehren, habe ich in keinem Falle zu bestätigen vermocht. Osteoblasten, wie sie von Gegenbaur wiedergegeben sind, mit sehr kleinem, in der Mitte des Zellleibes gelegenen Kern, dann solche mit fünf Kernen, habe ich nie gefunden. Gegenbaur und Waldeyer betonen, dass die Osteoblasten nach Art der Zellen eines Epithels dicht gedrängt aneinander liegen ohne Zwischenraum. Diese irrige Anschauung, dass das Knochenbälkchen durch eine Osteoblastenschicht vollkommen von der Umgebung abgeschlossen werde, liess vor allem den Glauben an die Grundsubstanz bildende Kraft der Osteoblasten aufkommen. In Wirklichkeit sind jedoch die Osteoblasten des wachsenden Knochenbälkchens ebenso wie die Elfenbeinzellen stets durch Zwischenräume voneinander getrennt; bei den häufigen Flachschnitten der Knochenbälkchen bekommt man die Zellen der Osteoblastenreihe meistens schräg durchschnitten, was ein Aneinanderstossen der einzelnen Zellen im mikroskopischen Bilde vortäuscht. Dies tritt besonders deutlich beim Vergleich von Flächen- und Querschnitten von Schädeldeckknochen auf.

Nach meinen früher mitgeteilten Befunden über die fibrilläre Struktur der ersten Dentinanlage und ihre Genese gehen die Entwicklungsvorgänge derselben prinzipiell in derselben Weise vor sich, wie bei der Anlage der fibrillären Grundsubstanz des Knochens. In beiden Fällen wird nicht zuerst eine homogene

Substanz gebildet, in der sich sekundär die collagenen Fibrillen differenzieren, sondern die Grundsubstanz ist vom allerersten Anfang an fibrillär. Die Fibrillen beider Bindegewebsarten werden von den Bindegewebszellen gebildet, welche in dem Gewebe der Zahnpulpa und in dem analogen lockeren embryonalen Bindegewebe liegen, das die Knochenbälkchenanlage umgibt. Nach der Differenzierung der Bindegewebsfibrillen, wachsen letztere, auf weite Strecken verfolgbar, lang aus. Sie laufen einzeln oder sehr zahlreich zu Bündeln oder Strängen aneinandergelegt, zum Teil in sehr charakteristischer Weise dorthin, wo wir mit Sicherheit die erste Anlage des Dentins und Knochens erkennen können. Die von mir beschriebenen intercellulären collagenen Fasern oder Stränge zwischen den ersten Elfenbeinzellen, welche aus den Bindegewebsfibrillen der Zahnpulpa gebildet werden, durchsetzen die Zwischenräume zwischen den Elfenbeinzellen in stark geschlängeltem Laufe. Für die Bildung der ersten Fibrillen des Dentins zeigen sie ein sehr charakteristisches Verhalten. Sie lösen sich zwischen den peripheren Enden der Elfenbeinzellen in ihre Bestandteile, nämlich in Bindegewebsfibrillen, auf. Von hier aus nämlich gehen aus den intercellulären Bindegewebssträngen oder Fasern sehr zahlreiche, äusserst feine Fibrillen hervor. Letztere strahlen dann als Radiärfibrillen büschelförmig oder pinselartig nach allen Richtungen bis zur Schmelzmembran aus. Sie kreuzen sich hierbei gegenseitig in den verschiedensten Richtungen. Zu den weichen Zahnfasern liegen die ersten Fibrillen des Dentins zunächst sehr verschieden, die meisten kreuzen die Zahnfasern in sehr verschiedenen Richtungen, andere liegen schräg oder parallel zu ihnen. Auf diese Weise wird ein der Hauptsache nach von Fibrillen zusammengesetztes, filzartiges Gewebe als erste Anlage des Dentins gebildet, dessen Fibrillen jedoch immer in büschelförmiger oder pinselartiger Anordnung bis zu den peripheren Enden der intercellulären Stränge verfolgbar sind. Es finden also zunächst nur Kreuzungen einzelner Bindegewebsfibrillen in der ersten Dentinsubstanz statt, nicht solche von Fibrillenbündeln. Das Gewebe der ersten Knochensubstanzanlage, welches von mir am Saume des Knochenbälkchens beschrieben wurde, entwickelt sich also in analoger Weise. Die Grundsubstanz bildenden Fibrillen kommen ebenfalls zu Bindegewebsbündeln aneinandergelegt aus der Peripherie und legen sich an den Saum des jungen Knochen-

bälkchens an. Hier behalten sie jedoch ihre Anordnung zu Fibrillenbündeln und gehen kontinuierlich in die des Knochenbälkchens über. Da sie sich schon am Saume des Knochenbälkchens in mannigfacher Weise durchflechten, werden die Osteoblasten durch die so gebildete neue Knochensubstanz von der Peripherie ins Innere des verbreiterten Knochenbälkchens verlagert und entwickeln sich zu Knochenzellen.

Dass die Fibrillen des Dentins in ihrer ersten Anlage nicht parallel zur Pulpaoberfläche laufen und die Dentingrundsubstanz von Anfang an nicht aus einer homogenen Substanz, in der sich später Fibrillen differenzieren, sondern aus collagenen Fibrillen angelegt wird, hat bereits vor mir C. Hansen konstatiert; er äussert sich folgendermassen: „Wie bekannt, hat v. Ebner nachgewiesen, dass die Bindegewebsfibrillen des Zahnbeins der Pulpaoberfläche annähernd parallel verlaufen, also der Hauptsache nach senkrecht auf der Richtung der Odontoblastenausläufer. Er gebraucht auch dieses Verhältnis als ein eklatantes Beispiel, wo die leimgebenden Fibrillen senkrecht auf die Längsrichtung und den Verlauf ihrer Bildungszellen sich entwickeln, zugunsten der extracellulären Genese der Bindegewebsfibrillen in diesem Falle. Soviel ich aber sehen kann, hat weder v. Ebner noch die Verfasser, welche sich in der neuesten Zeit (z. B. E. Hoehl) mit dem Dentin beschäftigt haben, die allererste Anlage im Dentin beobachtet. Durch meine Bindegewebsfärbung ist mir aber dies gelungen. Das Collagen wird nämlich nicht als (längere) senkrecht zu den Ausläufern der Odontoblasten gebildet, sondern zuerst um jene Ausläufer als eine filzähnliche Lage von ungeheuer dünnen und feinen kurzen Fibrillen, welche sich gegenseitig kreuzen und aneinanderlegen, anfangs in allen möglichen Richtungen; später aber, wenn sie von der Pulpaoberfläche wegrücken, findet eine Umlagerung statt. Die Richtungen werden minder unregelmässig, zu den Odontoblastenausläufern mehr quer verlaufend."

Nach meinen Präparaten geht nun an vielen Stellen die Umlagerung der von mir beschriebenen ersten Fibrillen des Dentins in einer bestimmten Weise vor sich. Je weiter der Zahnkeim vom Umschlagsrande des äusseren ins innere Schmelzepithel in die Tiefe wächst, desto mehr werden die Fibrillen des Dentins zur Oberfläche der Pulpa annähernd parallel gestreckt. An der

Innenseite der älteren, stärker verkalkten Zone nämlich liegen die Fibrillen nicht mehr radiär zur Oberfläche, wie es immer die jüngsten an der Basis der Pulpa tun, sondern schräg zur Pulpaoberfläche mit ihren peripheren Abschnitten nach der Spitze des Zahnes zu, mit ihren unteren Abschnitten nach der Basis zu. Die äusseren Abschnitte legen sich immer mehr aneinander, die büschelförmige Anordnung verschwindet, sie liegen dann mehr zu Bündeln zusammen, welche schräg, beinahe quer zur Zahnfaser laufen. Auch die intercellulären Fasern liegen bald nicht mehr in der Längsrichtung der Elfenbeinzellen zwischen ihnen, sondern kreuzen dieselben. Dass diese Verlagerung auf eine nach der Basis der Pulpa zu gerichtete Zugwirkung des in tiefere Schichten der Kiefer wachsenden Pulpagewebes zurückgeführt werden muss, ist sehr wahrscheinlich (vergl. Fig. 5).

So lange der Zahnkeim wächst, findet in den basalen Abschnitten der Pulpa eine ständige Neubildung der von mir beschriebenen intercellulären Fasern statt, aus welchen immer neue Fibrillen des Dentins gebildet werden. Aus dem charakteristischen Verhalten, aus dem ständigen Vorkommen der intercellulären Fasern, einerlei, wie weit das Entwicklungsstadium des Zahnes vorgeschritten ist, aus der Umlagerung der Radiärfibrillen annähernd parallel zur Pulpaoberfläche, geht meines Erachtens hervor, dass die ersten Radiärfibrillen auch für die des fertigen Dentins von fundamentaler Bedeutung sind. Wie diese Fibrillen bei dem weiteren Wachstum des Zahnes den Zusammenhang mit der Pulpa verlieren, wie sie sich dann in der Grundsubstanz vermehren, entzieht sich vorläufig unserer Beurteilung.

Die Elfenbeinzellen und die Zahnfasern lassen sich bei der von mir angewandten Methode auf das deutlichste von den intercellulären Fasern und den Fibrillen der Dentingrundsubstanz unterscheiden (Fig. 4, 5); sie haben offenbar eine ganz andere Bedeutung, als man bisher angenommen hat. Schon in einer früheren Abhandlung habe ich es als wahrscheinlich hingestellt, dass die später angelegten Neumannschen Zahnfaserscheiden von den Zahnfasern gebildet würden und zwar von einer aus feinen Körnern zusammengesetzten, die Aussenfläche membranartig bekleidenden Substanz, die sich später von der Zahnfaser abhebt. Die zahlreichen Zahnfasern und ihre Scheiden, welche miteinander durch Kommunikationen verbunden werden, konstruieren ein dem Stoff-

wechsel und der Ernährung dienliches Kanalsystem in derselben Weise wie die Osteoblasten beim Knochen.

Auf das erste rein fibrilläre Stadium der Dentinanlage folgt bald wie beim Knochen das der Verkalkung. Die älteren Partien an der Spitze verkalken zuerst, es folgen die jüngeren, nach der Basis zu liegenden. Der zuletzt angelegte, jüngste, am tiefsten gelegene Abschnitt bleibt immer unverkalkt. In den älteren Abschnitten wird die fibrilläre Struktur des Dentins maskiert, zugleich mit dem Auftreten einer sekundär angelegten Interfibrillarsubstanz, dem die Verkalkung unmittelbar folgt (Fig. 4, 5). Die verkalkt gewesenen Stellen der Präparate unterscheiden sich wie beim Knochen durch ihre Färbbarkeit von den unverkalkten. Sie haben eine grosse Affinität für basische Farbstoffe, mit denen sie sich intensiv und homogen färben; die unverkalkten Stellen dagegen färben sich nur acidophil. Die ausgesprochene Basophilie der verkalkten Stellen, das Verschwinden der fibrillären Struktur beruht auf der Anwesenheit der erwähnten zweiten Substanz, der homogenen stark färbbaren basophilen Interfibrillarsubstanz. Durch dieselbe wird für gewöhnlich die fibrilläre Grundsubstanz maskiert.

Die Frage, wie die Interfibrillarsubstanz gebildet wird, lässt sich an meinen Präparaten nicht bestimmt entscheiden. Sehr auffallend ist immerhin, dass zur Zeit, wo die ersten Spuren der Einlagerung der Interfibrillarsubstanz in der Zone der Verkalkung konstatiert werden, in dem Zelleib der Elfenbeinzellen ausserordentlich zahlreiche basophile Körner sich färben, ähnlich den Körnern der Osteoblasten. Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, — wie A. Spuler es bei den Osteoblasten für den Knochen anzunehmen scheint, wenn ich ihn recht verstehe —, dass in den basophilen Körnermassen der Elfenbeinzellen die Interfibrillarsubstanz vorgebildet wird, welche unter Vermittlung der weichen Zahnfasern in die Zahnbeingrundsubstanz transportiert und zwischen die Fibrillen eingelagert wird.

Die Ansichten von Koelliker, Waldeyer und v. Ebner, dass die Odontoblasten durch einen Sekretionsprozess das erste Elfenbein lieferten, lassen sich durch mikroskopische Präparate weder beweisen noch wahrscheinlich machen. Schon in einer früheren Abhandlung habe ich ihre diesbezüglichen Anschauungen kritisieren müssen.

Fleischmann vertritt in einer kürzlich erschienenen Abhandlung die Ansicht, dass ein nicht färbbares und nicht fixierbares Häutchen, welches nach Zerstörung der Dentingrundsubstanz durch 40% Natronlauge zunächst als Rest übrig bleibt, später aber auch vergeht und welches die zentralen Enden der Zahnbeinkanälchen verbinden soll, die erste Anlage der Dentinsubstanz ist. Dieses Häutchen soll nach Fleischmann unter chemischer Umwandlung in collagene Grundsubstanz übergehen. Es soll von den Elfenbeinzellen gebildet werden und den peripheren Enden derselben aufliegen. Das Häutchen soll von Koelliker entdeckt sein und wird als Koellikersches Häutchen bezeichnet. Dass das von Fleischmann beschriebene Häutchen von Koelliker gesehen wurde, geht zunächst aus der Literatur nicht hervor. Koelliker beschreibt an dem Dentin von ausgewachsenen nicht aber sich entwickelnden Zähnen, dass nach dem Auflösen der Grundsubstanz durch Salzsäure, Salpetersäure, Schwefelsäure oder kaustische Alkalien „eine dünne Lamelle der Grundsubstanz übrig bleibt, welche viel resistenter ist, als die übrigen Teile derselben und als ein weisses Häutchen die Anfänge der Röhrchen verbindet.“ Nach der von Koelliker gegebenen Zeichnung geht dies Häutchen nicht in die die Öffnungen der Zahnbeinröhrchen begrenzenden Abschnitte der Neumannschen Scheide über, sondern wird von den Röhrchen durchsetzt. Es kann also nicht wie das von Fleischmann geschilderte Häutchen die der Pulpa zunächst gelegene Schicht der Grundsubstanz sein. Wie das Koellikersche Häutchen histologisch zusammengesetzt ist, wie es sich färbt, wie es gebildet wird, ob es eine histogenetische Bedeutung hat, wird von Koelliker nicht angegeben, konnte auch wohl kaum erkannt werden.

Auch Fleischmann gibt über die histologische Struktur des Häutchens und der vor ihr gebildeten Grundsubstanz nichts genau an: „Zunächst beteiligen sich an der Bildung des Dentins die Odontoblasten, indem sie das Koellikersche Häutchen bilden, das sich in leimgebende Substanz umwandelt. Während der weiteren Neubildung von Grundsubstanz nach diesem Mechanismus wachsen die Odontoblasten in ihre Dentinfortsätze, die Zahnfasern aus, die sich aber an der Neubildung von Dentin zunächst noch nicht beteiligen. Diese wird nur von den Körpern der Odontoblasten besorgt. Dadurch, dass die Substanz, die

seitens der Odontoblasten gebildet wird, sich um die schon vorhandenen Fortsätze herumbildet, entstehen die Kanälchen. Wenn nun die Kanälchen bezw. die Zahnfasern bis zu einer gewissen Länge herangewachsen sind, beginnen auch die Fasern sich an der Bildung der Grundsubstanz zu beteiligen."

Derartige schwer verständliche Ansichten lassen sich mit histologischen Präparaten nicht beweisen. Die von Fleischmann wiedergegebenen diesbezüglichen Figuren lassen durchaus nicht erkennen, dass der Bildungsprozess so vor sich geht, wie er beschrieben wird. Zunächst Fig. 2. Sie stellt ein sehr junges Stadium der Dentinentwicklung dar. Hier ist als erste Zahnbeinschicht eine homogene, ziemlich dicke Masse dargestellt, die nicht den Eindrück eines dünnen Häutchens macht. Auch ist an ihr nicht eine innerste Schicht zu erkennen, aus der die peripheren Partien hervorgehen könnten, und welche sich scharf gegen die Intercellularräume zwischen den Elfenbeinzellen absetzte. Die Elfenbeinzellen dieser Fleischmannschen Figur, trotzdem sie in ihrer ganzen Länge geschnitten sind, setzen sich nicht in Zahnfasern fort, sondern erscheinen in der Peripherie fast stumpf ohne lange Fortsätze. Derartige Elfenbeinzellen existieren an gut fixierten und gefärbten Präparaten nicht; vielmehr haben die Elfenbeinzellen von Anfang an die für sie charakteristische weiche Zahnfaser entwickelt, in die der Zelleib der Elfenbeinzellen allein übergeht, und welche von der ersten fibrillären Anlage des Dentins sich scharf absetzt. Eine homogene Substanz als erste Anlage gibt es in keinem meiner Präparate, ist überhaupt nie vorhanden.

Zu Fig. 5 Fleischmanns muss ich folgendes bemerken: Das Präparat wurde in 40% Kalilauge gebracht und auf dem Objektträger bis zur Auflösung der Grundsubstanz erwärmt. Der dabei unlöslich gebliebene Rückstand wird als Koellikersches Häutchen bezeichnet. Was man als Produkt dieser meiner Meinung nach für histogenetische Untersuchungen ganz unbrauchbaren Methode zurückbehält, entzieht sich doch wohl jeder Beurteilung für den Histologen. Elfenbeinzellen mit zahlreichen kurzen Fortsätzen, wie sie Fleischmanns Figur zeigt, habe ich nie gesehen.

Zu der Bemerkung Fleischmanns auf Seite 308: „Mit diesem Nachweis des genetischen Zusammenhangs der Scheiden und der Grundsubstanz ist auch die Behauptung v. Korffs hin-

fällig, dass die Odontoblasten bezw. deren Fortsätze, die Fasern, mit der Zahnbeinbildung nichts zu tun hätten, da ja die Scheiden ein Produkt der Fasern sind," erwidere ich, dass dieser Nachweis von Fleischmann nicht erbracht wurde und überhaupt nicht gebracht werden kann. Dass die Scheiden als ein Produkt der Zahnfasern aufgefasst werden müssen, ist auch meine Ansicht, und ich habe bereits mitgeteilt, in welcher Weise sie höchstwahrscheinlich gebildet werden. Die Scheiden sind aber in chemischer Beziehung so verschieden von der Grundsubstanz, haben von Anfang an einen so bestimmten funktionellen Wert, dass der Versuch, von ihnen die Bildung der Grundsubstanz ableiten zu wollen, von vornherein aussichtslos erscheinen muss. Warum man überhaupt, nachdem durch positive Befunde festgelegt ist, wie die Fibrillen des Dentins angelegt werden, versucht, die Verhältnisse der Genese und Struktur des ersten Dentins anders hinzustellen als sie sind, ist ganz unverständlich.

Das nicht färbbare und nicht fixierbare und seiner histologischen Beschaffenheit nach nicht präzisierte Häutchen Fleischmanns wird nun mit dem Namen Lamina terminalis interna belegt. Ich betone, dass es ein solches Häutchen in meinen Präparaten nicht gibt, welches die Zahnbeinsubstanz gegen die Pulpa abschliesst. Ein solches Häutchen ist schon deshalb unmöglich, da, wie ich nachgewiesen habe, die Fibrillen der Pulpa durch die Vermittlung der von mir beschriebenen intercellulären, zwischen den Elfenbeinzellen gelegenen Fasern in die Fibrillen der Dentinanlage massenhaft übergehen. Von einem zusammenhängenden, über den peripheren Enden der Elfenbeinzellen gelegenen, die Pulpa von der Dentinanlage abschliessenden Häutchen kann also keine Rede sein. Das Häutchen ist nach Fleischmanns Angabe anscheinend homogen. Die erste Anlage von Elfenbein ist jedoch niemals homogen, sondern immer aus Fibrillen zusammengesetzt, wie ich nachgewiesen habe.

Die Arbeiten, welche die noch jetzt allgemein anerkannte Lehre von den Osteoblasten als Knochengrundsubstanz bildende Zellen hervorgehen liessen, liegen weit zurück; es sind dies die von Gegenbaur (1864, 1867) und die von Waldeyer (1865). Gegenbaur ist der Ansicht, dass die Osteoblasten die sklerosierende Grundsubstanz abscheiden, sowohl bei der enchonchralen wie intramembranösen Verknöcherung. Den Beweis seiner Theorie

hat er in keiner Weise erbracht, sondern uns über den Modus der Abscheidung völlig im Unklaren gelassen. Wenn auch das plötzliche Auftreten und auffallende Aussehen der Osteoblasten die Wahrscheinlichkeit einer spezifischen Funktion dieser Zellen nahelegte, so ist doch die Art dieser Funktion damit noch nicht bezeichnet. Die damaligen Untersuchungsmethoden genügten auch wohl kaum, um die vorliegenden Strukturverhältnisse genau zu erkennen.

Über den Entwicklungstypus der Knochengrundsubstanz teilt Gegenbaur in seiner ersten Abhandlung (1864) folgende Beobachtungen mit: „Die Osteoblasten laufen zuweilen in so blasse, zarte Gebilde aus, dass man sie von der gebildeten Grundsubstanz schwer unterscheiden kann. In solchen Fällen ergibt sich, dass die Osteoblasten mit Fortsätzen in die abgesonderte Grundsubstanz eindringen und dass zwischen beiden Teilen eine Grenze besteht, dass also ein unmittelbares Übergehen des Protoplasmas der Zelle in die Grundsubstanz nicht stattfindet."

Was soll man sich unter den blassen zarten Gebilden vorstellen, in welche die Osteoblasten auslaufen und die schwer von der gebildeten Grundsubstanz zu unterscheiden sind? Aus den weiteren Auseinandersetzungen muss man schliessen, dass es die Fortsätze der Osteoblasten sind, von denen jedoch gleich darauf angegeben wird, dass zwischen ihnen und der Grundsubstanz eine Grenze besteht. Eine Aufklärung über diese sich widersprechenden Angaben gibt Gegenbaur ebensowenig, wie darüber, ob diese Fortsätze identisch sind mit den von ihm später beschriebenen Protoplasmaausläufern der Osteoblasten, welche „in die feinen Kanälchen sich erstrecken und mit den Knochenzellen in Zusammenhang stehen".

Hinsichtlich der Knochenbildung der Schädeldeckknochen äussert sich Gegenbaur: „Die erste Entwicklung der bekannten Knochenbälkchen des Scheitel- und Stirnbeins erfolgt innerhalb einer ganz kontinuierlichen Schichte von Zellen, welche etwas grösser als die aus fötalen Markzellen hervorgehenden Osteoblasten, mit letzteren sonst ganz übereinstimmen. Zwischen diesen Zellen sondert sich eine alsbald sklerosierende, meist eckig geformte Masse ab, die von den Zellen allseitig umgeben wird und durch fernere Abscheidung von seiten dieser Zellen weiter-

wächst. Eine faserige Beschaffenheit dieser Anlage habe ich nicht wahrzunehmen vermocht."

Diese bestimmten Angaben Gegenbaurs habe ich an Präparaten vom Os frontale einer neugeborenen Katze in keiner Weise bestätigen, vielmehr konstatieren können, dass man am wachsenden Bälkchen keine zusammenhängende Osteoblastenschicht vorfindet, sondern stets voneinander getrennte Osteoblasten, dass das Protoplasma der Osteoblasten nicht in die Grundsubstanz, sondern nur in die in den Knochenkanälchen gelegenen homogenen Fortsätze übergeht, dass die Fibrillen der Grundsubstanz mit denen des umgebenden lockeren Bindegewebes kontinuierlich sind.

Doch Gegenbaur gibt dann den direkten Übergang von faserigem Bindegewebe in die Knochensubstanz an den Deckknochen des Schädels und den langen Röhrenknochen an einzelnen Stellen zu. Über die Bedeutung dieser Erscheinung gegenüber den Osteoblasten äussert er sich verschieden. Zunächst ist er der Ansicht, dass ein und dasselbe Gewebe auf verschiedene Weise entstehen könne. Dann meint er, dass an den Stellen, wo Bindegewebe in Knochensubstanz übergehe, der Knochenbildungsprozess aufhöre, da er hier immer noch spindelförmige Zellen dazwischenliegend gefunden habe, niemals aber in Bildung begriffene Knochenkörperchen. „Es erscheint mir daher gerechtfertigt, fährt er fort, jenen Stellen der Begrenzungsschicht einen von der Osteoblastenschicht differenten Wert zuzulegen und in ihnen Abschnitte zu erkennen, an denen mit dem Übergang der letzten Osteoblasten in Bindegewebszellen die abscheidende Tätigkeit und damit die Entstehung neuer Knochensubstanz an diesen Partien ein Ende erreicht." Nach meinen Beobachtungen findet an den betreffenden Stellen, wo Bindegewebe in Knochensubstanz übergeht, niemals ein Stillstand der Knochenentwicklung, sondern vielmehr eine lebhafte appositionelle Neubildung von Knochensubstanz statt. So wird niemand behaupten können, dass an den jungen, dem Periost zugekehrten Knochenbälkchen, wo der Übergang von Bindegewebsfibrillen in die Knochengrundsubstanz auf Längs- oder Flachschnitten ausserordentlich deutlich ist, die Knochenbildung aufhöre. Gerade an diesen Stellen zeigt sich der typische von mir beschriebene Entwickelungsmodus des Knochens.

Auch Waldeyer erkennt die Auffassung Gegenbaurs in diesem Falle nicht an, sondern bemerkt hierzu mit Recht:

„Ich muss indessen bekennen, dass man an den Stellen, wo deutlich faseriges Bindegewebe direkt an den Knochen stösst, ohne alle Schwierigkeiten alle die Bündelformationen, nicht bloss einzelne, als etwaige Sharpeysche Fasern, so wie sie gerade vorliegen, noch ziemlich weit mit ganz kontinuierlichem Übergange hinein in den fertigen Knochenbalken verfolgen kann, der sich nur dadurch, dass er sklerosiert ist, von dem anstossendem Bindegewebe unterscheidet.“

Waldeyer schreibt in einer ein Jahr später erschienenen Arbeit den Osteoblasten ebenfalls die Bildung der ersten Knochensubstanz zu. Der Entwicklungsmodus ist der, dass „das Protoplasma der Osteoblasten unter formaler und chemischer Umwandlung in die Grundsubstanz übergeht“. Spezieller äussert sich dann Waldeyer: „Soviel ich sehe, ist ein doppeltes Verhalten der Osteoblasten bei der Ossification möglich. Einmal können einzelne Osteoblasten ganz zu leimgebendem Gewebe werden, wobei der Kern schwindet; das anderemal, und das erachte ich nach meinen Untersuchungen als bestimmt erwiesen, findet eine teilweise Umwandlung der Osteoblasten in Knochengrundsubstanz statt, während der um den Kern gelegene Teil als Zelle "zackiges Knochenkörperchen" persistiert. Diese Angaben Waldeyers treffen nach meinen Beobachtungen nicht zu. Der zuerst angenommene Umwandlungstypus, bei dem die Osteoblasten ganz in leimgebendes Gewebe übergehen und der Kern schwindet, kann, wenn er wirklich stattfindet, sich kaum mit den jetzt üblichen histologischen Untersuchungsmethoden der Beobachtung entziehen. Man müsste die sich auflösenden Kerne im Zustande der Karyolyse antreffen. Dies ist jedoch nirgends zu beobachten, sondern die Kerne der Osteoblasten eines wachsenden Knochenbälkchens zeigen immer ein und dasselbe Verhalten. Der zweite Umwandlungsmodus kann sich nur auf die in den Knochenhöhlen gelegenen Osteoblasten beziehen. Das hier gelegene „zackige Knochenkörperchen“ setzt sich jedoch stets scharf gegen die Grundsubstanz ab, so dass hier eine teilweise Umwandlung des Protoplasmas in Knochengrundsubstanz unmöglich beobachtet werden kann.

Zur Stütze seiner Umwandlungstheorie führt Waldeyer ferner an: „Ich verfehle nicht, auf einen Umstand aufmerksam

zu machen, dass nämlich die Osteoblasten immer grösser sind als die bereits eingeschlossenen Knochenkörperchen. Hierzu kommt noch die Tatsache, dass man nicht selten an grösseren Osteoblasten bemerkt, wie eine dem Knochenbalken zugekehrte periphere Schicht sich in Form einer anders lichtbrechenden Masse, oft feinfaserig erscheinend, von ihnen ablöst und direkt in die Knochensubstanz übergeht. Einen für meine Ansicht sprechenden Eindruck machen auch diejenigen Stellen, wo zwei Knochenbalken einander entgegenwachsen. Sind die Balken einander ziemlich nahe gekommen, so füllt sich der Raum zwischen beiden durch eine Schicht dicht gelagerter Osteoblasten, welche einen Zellenbalken von ganz derselben Dicke bilden, wie die beiden zu verbindenden Knochenbalken. Wir haben hier ganz denselben Anblick, wie bei dem Gewebe einer neu sich bildenden Sehne. Die Osteoblasten sind spindelförmig mit ihrer Längsrichtung von einem Ende zum anderen gestreckt und lagern parallel dicht aneinander."

Zu dieser Beweisführung muss ich bemerken, dass die von mir beobachteten Knochenkörperchen des wachsenden Knochens meistens ebenso gross erscheinen als die Osteoblasten; doch selbst, wenn sie als kleiner nachgewiesen würden, so kann man hieraus nicht schliessen, dass das fehlende Quantum von Protoplasma in die Grundsubstanz übergegangen ist; vielmehr liegt die Vermutung in diesem Falle nahe, dass es zur Entwickelung der länger und zahlreicher werdenden Fortsätze gebraucht wird. Wie sich eine anders lichtbrechende Masse vom Protoplasma ablösen und in die Knochensubstanz übergehen soll, ist ohne nähere Erklärung des Ablösungsmodus unverständlich und dürfte wohl kaum je direkt zu beobachten sein. Dann setzen sich die zwischen zwei sich entgegen wachsenden Knochenbalken gelegenen spindelförmigen, langgestreckten, parallel aneinander gelagerten Zellen nicht aus Osteoblasten, sondern aus spindelförmigen Bindegewebszellen zusammen.

Bei der periostalen Knochenbildung ist auch von Waldeyer das Übergehen der Fibrillen des lockeren Gewebes in die Grundsubstanz beobachtet. Er fasst diese feinen übergehenden Fibrillen als eine Zwischenstufe „deutlich faserigen Gewebes auf, das nicht gut von echtem Bindegewebe zu unterscheiden ist". Nach Waldeyer werden nun diese übergehenden Fibrillenbündel von

den zwischen ihnen gelegenen Osteoblasten gebildet: „Bei aufmerksamer Beobachtung gewahrt man, dass die neugebildeten Osteoblasten es sind, auf deren Rechnung das Wachstum und Stärkerwerden der Faserzüge beruht. Ein Teil derselben wandelt sich nämlich in bindegewebige Intercellularsubstanz um und erzeugt dadurch die Verdickung der Bündel. Man sieht kleine, faserige Bündel, die noch ganz die Form einer grossen Spindelzelle haben und an denen sogar in der Mitte noch rudimentäre Kerne zu erkennen sind.“

Diese Angaben lassen sich an meinen Präparaten nicht bestätigen. Die einstrahlenden Fibrillenbündel haben mit den eigentlichen, am Rande des Knochenbalkens gelegenen Osteoblasten keine genetische Beziehung; sie kommen aus dem lockeren embryonalen Bindegewebe des Periostes. Ihr Ursprung liegt weit entfernt von der Stelle, wo man Osteoblasten bestimmt erkennt. Die von Waldeyer hier für Osteoblasten erklärten Zellen sind offenbar — dies geht schon aus der Beschreibung hervor — keine Osteoblasten, sondern spindelförmige Bindegewebszellen; dieselben erscheinen jedoch dort, wo die Fibrillenbildung vor sich geht, niemals rudimentär.

Wenn man die stark differenzierten, nur am Rande des Knochenbalkens gelegenen Bindegewebszellen, die wirkliche Osteoblasten geworden sind, von den im lockeren Gewebe gelegenen nicht differenzierten Bindegewebszellen scharf unterscheidet, so wird man sich vergeblich bemühen, zu erkennen, wie die Osteoblasten die erste fibrilläre Grundsubstanz produzieren.

Eine weitere Arbeit Gegenbaurs bringt gegenüber der ersten nichts Neues. Es wird dargetan, dass die Umwandlungstheorie Waldeyers deshalb unmöglich sei, weil die stärkeren Fortsätze der Osteoblasten sich zwar in die Grundsubstanz verfolgen, aber ebenso wie die Osteoblasten von der Grundsubstanz unterscheiden lassen.

Gerade diese Tatsache jedoch macht auch die von Gegenbaur aufgestellte Ausscheidungstheorie unhaltbar; denn bei gewöhnlich stattfindender Sekretion kann man keine scharfe Grenze zwischen Sekret und secernierender Zelle erkennen.

Trotzdem Gegenbaur auch in dieser Arbeit keine beweisenden Beobachtungen für seine Auffassung anführen kann

und öfters zugibt. dass faseriges Bindegewebe in Knochengrundsubstanz übergeht, hält er an seiner Ausscheidungstheorie fest.

Doch plötzlich am Schluss seiner Auseinandersetzungen stellt er folgende Sätze auf:

1. „Bindegewebe bildet für sich allein Teile von Knochen oder auch selbständige Verknöcherungen. indem die sklerosierende Intercellularsubstanz des Bindegewebes in die Grundsubstanz vom Knochen übergeht, die Bindegewebszellen aber zu Knochenzellen werden.

2. Von einer bindegewebigen Grundlage ossificiert nur die faserige Intercellularsubstanz. Sie bildet ein Gerüste, auf dem weitere Knochensubstanz abgesetzt wird. Zellige Elemente im Bindegewebe bilden unter reicher Vermehrung Osteoblastenschichten. welche auf jenem ossifizierten Balkengerüste der Intercellularsubstanz neue Knochengewebsmassen bilden."

Hiermit stellt Gegenbaur zunächst als Resultat seiner Untersuchungen das hin. was er früher meistens bestritten. manchmal als ausnahmsweise vorkommend zugegeben hat. dass sich nämlich die erste Anlage der Knochengrundsubstanz ohne Osteoblasten aus der bindegewebigen Intercellularsubstanz entwickelt. Warum der Knochenbildungsprozess zunächst ohne, dann mit Osteoblasten vor sich geht, wird nicht erörtert.

Die von Gegenbaur in seiner zweiten Abhandlung angestellten Untersuchungen beziehen sich auf Säugetiere. Vögel und Amphibien. Es wird jedoch nicht erwähnt, ob sich bei diesen verschiedenen Wirbeltierklassen ein Unterschied in der Knochenentwicklung gezeigt hat. Ich muss es indessen für höchstwahrscheinlich halten. dass bei den niederen Wirbeltieren die Entwicklungsvorgänge des Knochens einfacher sind als bei den höheren. Ähnlich verhält es sich bei der Genese des Dentins, welches bei niederen Klassen nicht so stark differenziert ist als bei den höheren, sich also auch einfacher in seiner ersten Anlage entwickelt. So sind z. B. die Elfenbeinzellen der jungen Salamanderlarvenzähne, soweit ich bisher gesehen habe, nicht von den Pulpazellen differenziert. sondern in bezug auf Struktur und Funktion identisch. Es müssen demnach auch die weichen Zahnfasern und die Zahnbeinkanälchen der ersten Anlage des Dentins fehlen.

Die älteren Arbeiten über Knochenwachstum die von R. Virchow, H. Müller, Koelliker und Lieberkühn, sprechen, soweit die Histogenese der Grundsubstanz behandelt wird, dieselbe keinen bestimmten Zellen zu; vielmehr geht aus ihnen hervor, dass fibrilläres Bindegewebe nach Imprägnation mit Kalksalzen zu Knochengewebe wird. Virchows Ansicht über das „osteoide Gewebe" in der innersten Schichte des Periostes der langen Röhrenknochen ist folgende: „Man sieht vom Knochen her dichtere balkenartige Züge senkrecht hervortreten und in grösseren Bogenlinien die Masse durchziehen, so dass eine alveoläre Anlage hervortritt, verschieden von dem früheren feinmaschigen Netz des Periostes. In diesen Richtungen verdichtet sich die Grundsubstanz allmählich, sie bekommt ein derberes homogenes, mehr knorpelähnliches Aussehen, wie bei der Sklerose des Bindegewebes, und zu gleicher Zeit werden die kleinen Zellen eckiger, geräumiger und sternförmig; sie fangen an, kleine Ausläufer und Fortsätze zu bekommen, genug, diese Zellen gewinnen den osteiden Charakter, und wenn sich die Kalksalze in sie ablagern, so entstehen daraus die Balken und Netze des jungen Knochens."

H. Müller gibt an, dass er von einem direkten Hervorgehen der Grundsubstanz aus Zellen nichts habe wahrnehmen können. Doch er bezweifelt nicht die Möglichkeit, dass sie unter dem Einflusse der mit ihr in Berührung stehenden sternförmigen Zellen, vielleicht auch der benachbarten sogenannten Markzellen zustande kommt.

Koelliker hat bei der periostalen Verknöcherung der langen Röhrenknochen dieselben Beobachtungen wie Virchow gemacht; er ist der Ansicht, dass die Grundsubstanz des Knochens aus der innersten, der Hauptsache nach aus Fibrillen zusammengesetzten Schichte des Periostes entsteht durch „einfache gleichmässige Ablagerung von Kalksalzen, jedoch wie es scheint, in der Regel ohne vorheriges Auftreten von Kalkkrümeln". In bezug auf die Herkunft der Fibrillen des ossificierenden Gewebes gibt Koelliker an, dass sie sich aus einer Zwischensubstanz der embryonalen Zellen entwickeln, welche sich nach und nach abscheidet, „später faserig wird". Hierzu muss ich bemerken, dass ich eine homogene, von Bindegewebszellen abgeschiedene färbbare Intercellularsubstanz, die sich sekundär zu Fibrillen differenziert, niemals angetroffen habe. Vielmehr ist die Intercellularsubstanz

von vornherein fibrillär, setzt sich aus einer ungeheuren Masse der allerfeinsten Fibrillen zusammen, welche nicht selten noch mit den Bindegewebszellen in Zusammenhang stehen.

Lieberkühn beschreibt an einem Schnitt durch die Naht zwischen Stirn und Seitenbein eines Rehkalbes nahezu parallel zur Oberfläche die Verknöcherung folgendermassen: „In der Mitte des sogenannten Nahtknorpels erscheint die Bindesubstanz bei der hier angewandten schwachen Vergrösserung homogen, gegen die Ränder des Knochens dagegen streifig, so zwar, dass die Streifen von der Mitte der Naht aus ihren Anfang nehmen und sich eine Strecke weit in mehr oder weniger gerader Richtung in die Knochensubstanz hinein fortsetzen, wo man sie für längsgetroffene Lamellen halten könnte, zwischen denen sich die Knochenkörper hinziehen. Bei stärkerer Vergrösserung erkennt man in der homogenen strukturlosen Substanz zahllose Bindesubstanzkörper, die sich in die Streifen hinein fortsetzen und in dem Knochen die Form der Knochenkörper annehmen.

Von neueren Arbeiten ist die von Spuler am bemerkenswertesten. Spuler wandte die Eisenalaun-Hämatoxylinmethode mit nachfolgender Rubin S-Färbungan: „Ich finde, dass zunächst collagene fibrilläre Massen gebildet werden, welche in direktem Zusammenhang mit den in Fortsätze auslaufenden Osteoblasten getroffen werden. Aber nicht nur die eigentliche Osteoblastenschicht, sondern auch die weiter von dem entstehenden Knochen abliegenden Bindegewebszellen können sich an der Lieferung dieser collagenen fibrillären Massen beteiligen."

Spuler gibt nicht an, ob die Fibrillen aus den Fortsätzen oder aus dem eigentlichen Zellleib der Osteoblasten hervorgehen. Da er beschreibt, dass die feinen Fortsätze der Osteoblasten untereinander und mit den Knochenzellen von Anfang an in Verbindung stehen, und in Knochenkanälchen liegen, so muss ein anderer Abschnitt, der Zellleib der Osteoblasten, gemeint sein, der jedoch nicht näher angegeben wird. Ich selbst habe nur gesehen, dass der Zellleib der Osteoblasten in die feinen, in den primären Knochenkanälchen liegenden Fortsätze übergeht und glaube, dass er deshalb an der Bildung der ersten Fibrillen nicht teilnehmen kann. Dagegen halte ich die Ansicht Spulers, dass die in die Grundsubstanz übergehenden Fibrillen

auch von den weiter entfernt gelegenen Bindegewebszellen gebildet werden, für die einzige Möglichkeit, wie die Fibrillen der Knochengrundsubstanz entstehen. Über den zweiten organischen Bestandteil der Grundsubstanz, die interfibrilläre färbbare Substanz, gibt Spuler folgendes an: „Nachdem also zunächst die fibrilläre Grundsubstanz gebildet ist, findet zweitens die Einlagerung einer kalkhaltigen Kittsubstanz statt.“ Auf Grund seiner Färbemethode, verglichen mit Hämatoxylin-Eosin- und Karminfärbungen, kommt Spuler zu dem Schlusse, dass die mit Eisenalaun-Hämatoxylin sich schwarz färbenden Massen junger Knochenbalken „den organischen Rest darstellen, mit dem die bei der Entkalkung entfernten anorganischen Salze verbunden waren“. Dieser Auffassung Spulers kann ich mich nach meinen Untersuchungen nur anschliessen.

Die von mir erwähnten Körner im Zelleib der Osteoblasten, hat bereits Spuler beschrieben: „Häufig begegnet man Bildern, bei denen sich jene schwarzen Körner an den feinen Protoplasmafortsätzen der Osteoblasten befinden. Sie werden offenbar so an die Stelle transportiert, wo sie abgelagert werden. Dieser Prozess ist vielfach noch an Zellen zu beobachten, welche allseits von neugebildeter Grundsubstanz umgeben, welche also schon richtige Knochenzellen sind.“ Diese Beobachtungen Spulers, dass die Körner des Protoplasmas der Osteoblasten in die Fortsätze übergehen, kann ich ebenfalls bestätigen. Ich möchte jedoch nicht glauben, dass diese Körner schon kalkhaltig sind, sondern nur zur Bildung der zunächst kalklosen Interfibrillarsubstanz abgegeben werden.

v. Ebner scheint ebenfalls die Osteoblasten für die die erste Knochenanlage bildenden Elemente zu halten, von welchen er allerdings nur angibt, dass sie sich mit ihrem Protoplasma in der unverkalkten Knochensubstanz verliere. Er beschreibt, dass von dem fibrillären unverkalkten Saume aus „dickere und dünnere Bündel nicht verkalkter Fibrillen ausgehen und sich in den angrenzenden Weichteilen verlieren.“ Zwischen denselben liegen die Osteoblasten. v. Ebner deutet diese Fibrillenbündel als Sharpeysche Fasern und misst ihnen keine genetische Bedeutung bei. Nähere Angaben über das Verhalten der Osteoblasten zu der neugebildeten Grundsubstanz teilt v. Ebner nicht mit.

Die Arbeiten von Retterer über Ursprung und Struktur

der Osteoblasten und des Knochengewebes bringen nichts Neues, sondern vertreten im wesentlichen die Waldeyersche Umwandlungstheorie.

Nachträgliche Bemerkungen.

Während der Drucklegung dieser Untersuchungen erschien eine Abhandlung v. Ebners: „Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen insbesondere im Zahnbein“, in welcher er meine früher mitgeteilten Befunde über die Struktur und Genese der ersten Dentinanlage angreift. Vorläufig kann ich an dieser Stelle nicht auf alle Einwendungen, welche gegen meine Befunde und ihre Deutung gemacht werden, eingehen; doch die wichtigsten Punkte möchte ich schon kurz beantworten. v. Ebner behauptet, dass nach seinen angestellten Untersuchungen die erste Anlage des Dentins, welches als Prädentin bezeichnet wird, nicht fibrillär, sondern homogen sei und dass sich in dieser seiner Ansicht nach von den Elfenbeinzellen gebildeten Grundsubstanz sekundär collagene Fibrillen differenzieren. Diese bestimmten Angaben v. Ebners sind in keiner Weise durch histologische Präparate bewiesen worden — wenigstens lassen die von v. Ebner wiedergegebenen Figuren dies nicht erkennen. Dann muss ich erklären, dass die Anschauungen v. Ebners den tatsächlichen Strukturen der ersten Dentinsubstanz nicht entsprechen. Schon vor mir, wie erwähnt, stellte C. Hansen fest, dass das Dentin vom allerersten Anfang an aus collagenen Fibrillen der Hauptsache nach zusammengesetzt ist. Die von mir beschriebene periphere Aufsplitterung der intercellulären, zwischen den Elfenbeinzellen gelegenen Bindegewebsfasern in zunächst büschelförmig oder pinselartig angeordneten Fibrillen des ersten Dentins, hat v. Ebner in seinen Präparaten nicht erkennen können. Trotzdem existieren diese Fibrillen, was gut fixierte und scharf differenzierte Schnittpräparate immer wieder auf das deutlichste zeigen (Fig. 4, 5). Dann geht aus den v. Ebnerschen Figuren nicht hervor, wie sich die intercellulären Fasern aus den Bindegewebsfibrillen der Pulpa zusammenlegen. Die von v. Ebner wiedergegebene Fig. 1 lässt zwar erkennen, dass die von mir beschriebenen Fasern aus der Pulpa kommen und in die erste Dentinsubstanz übergehen, doch keineswegs die für die Deutung

meiner Befunde so wichtige Tatsache, dass die Bindegewebsfibrillen der Pulpa sich in sehr charakteristischer Weise zur Bildung der intercellulären Fasern aneinanderlegen. Die Vermutung v. Ebners, dass die von mir in embryonalem Pulpagewebe gefärbten Bindegewebsfibrillen mit Protoplasmafäserchen verwechselt wären, muss ich zurückweisen, da ich beide als durchaus verschiedene Gebilde dargestellt und wiedergegeben habe.

Literaturverzeichnis.

R. Virchow: Das normale Knochenwachstum und die rachitische Störung desselben. Virchows Archiv, Bd. 5, 1853.

H. Müller: Über die Entwicklung der Knochensubstanz nebst Bemerkungen über den Bau rachitischer Knochen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 9, 1858.

Kölliker, A.: Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 4. Aufl., 1863.

N. Lieberkühn: Über Knochenwachstum. Arch. f. Anatomie und Physiologie von Reichert und du Bois Reymond, 1864.

C. Gegenbaur: Über die Bildung des Knochengewebes. Jenaische Zeitschrift für Med. und Naturwiss., Bd. 1, 1864.

Waldeyer, W.: Über den Ossificationsprozess. Arch. für mikrosk. Anatomie, Bd. 1, 1865.

C. Gegenbaur: Über die Bildung des Knochengewebes. II. Mitteilung. Jenaische Zeitschrift für Mediz. u. Naturwiss., Bd. 3, 1867.

A. Rollet: Von den Bindegeweben. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 1, 1871.

Spuler, Arnold: Beiträge zur Histologie und Histogenese der Binde- und Stützsubstanzen. Anat. Hefte, Bd. 7, 1896.

Derselbe: Beiträge zur Histogenese des Mesenchyms. Verhandl. d. anat. Gesellsch., 13. Versammlung, 1899.

Retterer, E.: Origine et structure des osteoblastes et du tissu osseux. Compt. rend. hebd. de la Soc. de Biologie, 1898.

v. Ebner: Histologie der Zähne mit Einschluss der Histogenese. Handbuch der Zahnheilkunde, herausgeg. von Scheff, II. Auflage, I. Band, 1902.

Leo Fleischmann: Die Entwicklung der Zahnscheiden; gleichzeitig ein Beitrag zur Entwicklung der Zahnbeingrundsubstanz. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 68, 1906.

Erklärung der Figuren auf Tafel XIX.

Fig. 1. Saum eines periostalen Knochenbälkchens von dem humerus eines neugeborenen Hundes. Flemmingsches Gemisch. Eisenalaun-Hämatoxylinfärbung, dann Rubins S-Färbung. Die innerste Schichte des Periostes setzt sich aus spindelförmigen und sternförmigen Bindegewebszellen zusammen und ausserordentlich zahlreichen Bindegewebsfibrillen. Die Fibrillen laufen nach dem Knochenbälkchen in Fibrillenbündel zusammen. Letztere kreuzen sich in der Zone des Knochengewebes in den verschiedensten Richtungen. Es entsteht ein Flechtwerk sich durchkreuzender Fibrillenbündel als erste Anlage neuer Knochengrundsubstanz. Die von sich kreuzenden Fibrillenbündeln eingeschlossenen Bindegewebszellen differenzieren sich. Sie werden in den Nestern der Fibrillenbündel sternförmig, entwickeln sich zu Knochenzellen. K = Gewebe des Knochenbälkchens. Fb = Fibrillenbündel. Kz = Knochenzelle. I. Sch. = Innerste Schicht des Periostes. O = Osteoblasten.

Fig. 2. Teil eines Knochenbälkchens vom os maxillare einer neugeborenen Katze. Fixierung und Färbung wie in Fig. 1. K = Gewebe des Knochenbälkchens. Fibrillenzüge rot, teils längs-, teils schräg-, teils quergeschnitten, teils ohne färbbare Interfibrillarsubstanz, welche wahrscheinlich schon vorhanden, aber durch die Fixierungsflüssigkeit aufgelöst wurde. In den grauen Stellen ist die Interfibrillar- oder Kittsubstanz noch vorhanden. Sie maskiert hier die Fibrillen der Grundsubstanz. Die Knochenzellen werden von roten Fibrillenzügen umgeben. S. d. K. = Saum des Knochenbälkchens, setzt sich zusammen aus einstrahlenden, sich kreuzenden Fibrillenbündeln. Zwischen ihnen werden die eingeschlossenen Osteoblasten durch Entwicklung zahlreicher Ausläufer zu sternförmigen Knochenzellen. O = Osteoblasten. L. e. B. = Lockeres embryonales Bindegewebe, besteht aus meist spindelförmigen Bindegewebszellen, aus denen Bindegewebsfibrillen hervorgehen. Die überaus zahlreich sich entwickelnden Fibrillen legen sich nach dem Saume des Knochenbälkchens zu zum Teil geschlängelt verlaufenden Fibrillenbündeln aneinander. Die Bündel, an einzelnen Stellen quergetroffen, erscheinen als rote Punkte. Die Fibrillenbündel werden nach dem Knochen zu, da sich immer mehr Fibrillen anschliessen, dicker, durchflechten sich im Saume des Knochenbälkchens, bilden ein Flechtwerk neuer fibrillärer Knochensubstanz, die zunächst ohne färbbare Interfibrillarsubstanz ist. Einzelne einstrahlende Fibrillenzüge lassen sich noch weiter bis ins Innere des Knochenbälkchens verfolgen.

Fig. 3. Stück eines Knochenbälkchens aus dem Unterkiefer eines Schweineembryo. Sublimat. Eisenalaun-Hämatoxylin, ohne Bindegewebsfärbung. Am Rande liegen die Osteoblasten mit schwarz gefärbten Körnern des Zellleibes. Der periphere Abschnitt des Zellleibes setzt

sich in zahlreiche Fortsätze fort, welche sich mit denen der im Innern des Knochenbälkchens gelegenen Knochenzellen verbinden. Es entsteht eine netzförmige Verbindung von Zellfortsätzen, welche in einem Kanalsystem liegen. An einigen Stellen liegen in den Fortsätzen der Osteoblasten und Knochenzellen schwarze Körner welche wahrscheinlich mit denen im Zellleibe der Zellen differenzierten identisch sind und in die Grundsubstanz als Interfibrillarsubstanz eingelagert werden. Grundsubstanz des Knochens blassgrau; eingelagerte Interfibrillarsubstanz an zwei Stellen besonders dicht, schwarz gefärbt.

Fig. 4. Erste Dentinanlage vom Eckzahn eines Schweineembryo ohne Bindegewebsfärbung. Sublimat. Eisenalaun-Hämatoxylin. Elfenbeinzellen meist lang-, einige schräggetroffen. Der Zelleib enthält zahlreiche schwarze Körner, er geht nur in die weiche Zahnfaser über, die an ihrer Oberfläche von einem scheinbar aus feinen Körnern zusammengesetzten Mantel bekleidet ist, aus dem sich wahrscheinlich später die Neumannsche Zahnfaserscheide entwickelt. Die Interfibrillarsubstanz des Dentins ist nach der Peripherie zu schwarz gefärbt. Diese Stellen entsprechen denen der späteren Kalkeinlagerung. Die schwarzen Körnermassen, aus denen die Interfibrillarsubstanz zusammenfliesst, werden wahrscheinlich in der Substanz der Körner im Zelleib der Elfenbeinzellen vorgebildet. I = gefärbte Interfibrillarsubstanz des Dentins. E = Elfenbeinzellen mit weichen Zahnfasern.

Fig. 5. Dasselbe Präparat und derselbe Schnitt, dieselbe Färbung wie in Fig. 4, aber mit Rubin S nachgefärbt. Es ist nur die rechte Hälfte von Fig. 4 wiedergegeben. Elfenbeinzellen dieselben wie in Fig. 4 auf der rechten Seite. Die vorher ungefärbte Intercellularsubstanz zwischen den Elfenbeinzellen tritt deutlich als intercelluläre Bindegewebsfasern oder Stränge hervor. Sie splittern sich büschelförmig auf in die ersten Fibrillen des Dentins, welche sich untereinander kreuzen und schräg zu den weichen Zahnfasern liegen. Nach aussen werden die Fibrillen von der schwarzen Interfibrillarsubstanz verdeckt. Die intercellulären Fasern zwischen den Elfenbeinzellen entstehen aus den Fibrillen der Pulpa. I = Interfibrillarsubstanz des Dentins. B. v. F. = Büschel von Fibrillen des Dentins. I. F. = Intercelluläre Fasern zwischen den Elfenbeinzellen. F. d. P. = Fibrillen der Pulpa.

Über den Bau und die Bedeutung der Aussencuticula der Amphibienlarven.

Von

Oskar Schultze.

Hierzu Tafel XX.

Gelegentlich meiner Untersuchungen über die Entwicklung der peripheren Nerven bei Amphibienlarven bin ich zu der Überzeugung gekommen, dass im Bereiche des Integumentes nicht nur noch manche wichtige Fragen der Lösung harren, sondern dass sich auch aus eigenartigen mikroskopischen Quer- und Flachschnittsbildern vornehmlich der tiefen Epidermiszellen und deren Beziehungen zu dem allgemeinen, die Anlage des späteren Plexus nervosus profundus darstellenden Zellennetze sowie zur Bindesubstanz neue Fragen ergeben. Da es sich hier um recht schwierig aufzudeckende Strukturen handelt, deren Schwierigkeit meine Bemühungen trotz gewisser Resultate noch zu keinem Abschluss kommen liess, möchte ich das Verhalten der basalen Epidermisfläche jetzt ausser Acht lassen. Viel einfacher, wenn auch durchaus noch nicht zur Genüge untersucht, ist der Bau des freien Flächengebietes, das unter dem Namen Cuticula, Randsaum, gestreifter Basalsaum, poröser Cuticularsaum u. a. bekannt ist. Die genauere Untersuchung dieses Saumes hat zunächst insofern allgemeineres Interesse, als bekanntlich eine gleiche oder ähnliche Randzone die Aussenfläche von zahlreichen wasserbewohnenden Wirbeltieren, besonders im Jugendzustand, vom Amphioxus und von vielen Wirbellosen bedeckt. Dazu kommt dann die Frage nach dem Bau und der Bedeutung entsprechender Säume an inneren Epithelien, vor allem des Darmes und mancher Drüsenkanäle und der genetischen Beziehungen der Cuticularsäume zu dem Flimmerbesatz. Dass die Bedeutung des Saumes als einer Schutzvorrichtung des Protoplasmas eine allgemeine ist, darüber dürfte kaum ein Zweifel bestehen. Im speziellen aber ergeben sich, wie es scheint, im Bereiche dieser Schutzvorrichtung verschiedenartige Strukturen, welche teils auch direkt diesem Schutze dienen, teils — in verschiedenem Grade — die durch die

Funktion erforderte Beziehung des Zellprotoplasmas zu dem umgebenden Medium oder dem umschlossenen Hohlraum unterhalten.

In der folgenden Mitteilung möchte ich die Aufmerksamkeit aller derer, welche in Zukunft sich mit der Struktur der Cuticularsäume beschäftigen, auf die betreffende Aussenzone der Larven und zwar vornehmlich der erst vor kurzem ausgeschlüpften Larven der anuren Amphibien lenken, bei denen die Cuticula durch ihre, man muss sagen, verhältnismässig grobe Struktur eine genauere Beachtung herausfordert, als sie bisher gefunden hat. Und wenn es auch durchaus nicht angängig erscheint, die charakteristischen Befunde, welche diese Cuticula ergibt, ohne weiteres zu verallgemeinern, so ist, wie ich zeigen möchte, das was sich hier findet, doch geeignet, als Ausgangspunkt für weitere Fragestellungen bezüglich des Baues der Cuticularsäume im allgemeinen zu dienen.

Der Cuticularsaum der Epidermis, wie er bei niederen Wirbeltieren vorkommt, wird ziemlich allgemein als ein „poröser Saum", „Porensaum" oder „eine von Porenkanälen durchsetzte Membran" und ähnlich bezeichnet. Eine Literaturzusammenstellung finden wir bei Studnicka.[1]) Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Vorstellung der porösen Aussencuticula durch eine Übertragung der gleichen Vorstellung von dem Cuticularsaum der Darmepithelzellen auf die Aussenfläche des Integumentes entstand, und sie erscheint auch in der Tat in gewisser Weise berechtigt, da man im Flächenbild bei manchen Aussencuticulae eine feine an Poren erinnernde Punktierung und im senkrechten Durchschnitt die bekannte feine vertikale Strichelung wahrnimmt. Freilich fehlte es auch nicht an — bisher allerdings wenig durchgedrungenen — Angaben, welche für eine andere Deutung sprechen. Von diesen beansprucht hier vor allem Interesse, was F. E. Schulze, wenn auch nur kurz, an mehreren Stellen über den Grenzsaum der Larven von Pelobates fuscus angegeben hat, um so mehr, als dieser Saum auch meine folgenden Angaben veranlasst hat. Schon im Jahre 1869 hat F. E. Schulze[2]) eine kurze Beschreibung des Saumes von

[1]) F. R. Studnicka: Über die intercellularen Verbindungen, den sogenannten Cuticularsaum und den Flimmerbesatz der Zellen. Sitzungsb. der K. Böhm. Gesellsch. d. Wiss., math.-nat. Klasse 1898.

[2]) F. E. Schulze: Über cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbeltieren. Dieses Archiv Bd. 5, 1869.

grossen Larven von Pelobates fuscus und Rana esculenta gegeben, wobei er sich auf ähnliche Angaben von Eberth[1]) an Bombinator Larven bezog. Im Text spricht F. E. Schulze von „nischenartigen, nach aussen sich öffnenden Hohlräumen, welche seitlich von den Balken eines netzförmigen Leistengitters umschlossen, sich fast bis an die untere Grenze des ganzen Cuticularsaumes erstreckten und mit abgerundetem Ende blind endigten“. In den nischenartigen Räumen lagen — bereits von Eberth gesehene — rundliche, glänzende Körperchen, die gelegentlich aus den Nischen herausfallen. Durch fünf Abbildungen und die zugehörige Figurenerklärung (Taf. XVIII, Fig. 21—25) werden diese Strukturverhältnisse im wesentlichen richtig (s. u.) erläutert, wobei das Hauptgewicht auf die „Maschen“ des Cuticularsaumes und die darin enthaltenen glänzenden Körperchen gelegt wird.

Zum zweiten Male hat F. E. Schulze[2]) unter Hinweis auf seine frühere Beobachtung der gleichen Struktur im Jahre 1888 gedacht. Er beschreibt hier von der überlebenden Oberhaut des abgeschnittenen Larvenschwanzes „bei Einstellung auf die äusserste Oberfläche ein höchst zierliches Leistengitternetz.“ Stark lichtbrechende breitere Leisten umschliessen eckige ziemlich unregelmässige Polygone, das sind die Zellgrenzen der Aussenephithelschicht, und in diesen Polygonen ist ein viel zarteres Gitternetz ausgespannt, das aus zahlreichen rundlichen oder abgerundet sechseckigen Maschen von zirka 3—5 μ Breite besteht. Auch betont F. E. Schulze, dass das Lichtbrechungsvermögen der Maschen im Bereich der einzelnen Zellen dasselbe sei wie das der Zellgrenzen d. h. dessen, was wir jetzt als Kittleisten der oberflächlichsten Zellschicht bezeichnen. Der Inhalt der Maschen dagegen erscheint schwach lichtbrechend und „es macht den Eindruck, als ob eine weniger feste, etwas zähflüssige Masse gleichmässig die ganze Maschenlücke ausfülle“ (vergl. unten S. 558). Die auf Taf. II von F. E. Schulze gegebenen Abbildungen lassen nicht den geringsten Zweifel darüber, dass es sich um die näm-

[1]) C. T. Eberth: Zur Entwicklung der Gewebe im Schwanz der Froschlarven. Dieses Archiv Bd. 2, 1866.

[2]) F. E. Schulze: Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven I. Mittlg. Über das Epithel der Lippen, der Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle erwachsener Larven von Pelobates fuscus. Abhandlungen der K. Preuss. Ak. d. Wiss. zu Berlin 1888.

lichen Strukturen handelt, welche ich hier zu beschreiben im Begriffe bin.

Zum dritten Male hat der Berliner Forscher[1]) in einer Anmerkung (S. 7) den in Rede stehenden Bau der Cuticula gestreift, wobei er gleichzeitig eine nach einer Mikrophotographie von F. Schaudinn bei 1200 facher Vergrösserung angefertigte Abbildung (Taf. VIII, Fig. 5) eines Tangentialschnittes der Haut einer in Chromsäure conservierten erwachsenen Pelobates-Larve gab. Unter diesen Umständen erscheint es auffallend, dass diese zweifellos unter allen bei Wirbeltieren vorkommenden gröbste Cuticula bisher selbst in Arbeiten, die sich speziell mit der Erkenntnis des Baues der Cuticula im allgemeinen beschäftigten, keine Nachuntersuchung fand. Ausser den Angaben von F. E. Schulze finden wir in der Literatur über die Struktur der Aussencuticula noch andere, welche sich auf einen „lamellös-vacuolisierten“ oder „gitternetzartigen“ Bau der Cuticula beziehen. So äussert sich Studnicka[2]) über den Cuticularsaum von Ammocoetes, dass man an ganz feinen, parallel mit der Oberfläche der Cuticula geführten Schnitten sieht, dass diese „aus ihre ganze Dicke durchsetzenden Lamellen gebaut ist, die so miteinander verbunden sind, dass sie die Wände langer röhrenförmiger Vacuolen vorstellen“. Das Lamellensystem geht kontinuierlich in das Zellprotoplasma über und entspricht als dessen Fortsetzung nach aussen den Stäbchen der gewöhnlichen Auffassung oder dem Inhalt der Poren. Aber von solchen Stäbchen und Poren ist nichts bei Ammocoetes vorhanden. Studnicka weist auf die Übereinstimmung dieser Struktur mit der von F. E. Schulze bei Pelobates-Larven beschriebenen hin. Sehr richtig bemerkt dann Studnicka: „Es wird nötig sein, die einzelnen der Angaben von der Existenz der Stäbchen zu revidieren; es ist möglich, dass auch anderswo statt der Stäbchen solch ein Septensystem, wie wir es z. B. beim Ammocoetes haben, existiert. Die Seitenansicht ist ja in beiden Fällen dieselbe und auch die Flächenansicht, welche die bekannte Punktierung zeigt, kann bei schwächerer Vergrösserung dieselbe sein.“

[1]) F. E. Schulze: Über die Verbindung der Epithelzellen untereinander. Sitzungsb. d. K. Preuss. Ak. d. Wiss. 30. Juli 1896.

[2]) l. c. S. 42.

Auch Leydig[1]) hat den Cuticularsaum nicht einfach als eine von Poren durchsetzte Membran aufgefasst, sondern er sagt von dem Saume des Schwanzes der Urodelenlarven, dass sich zwar in der Seitenansicht die feinen Strichelchen des Saumes als lineare Ausläufer des Spongioplasmas erweisen, dass aber das „was sich im Profil als Strich zeigt, in der Flächenansicht eigentlich eine blatt- oder leistenförmige Erhöhung ist."

Nach Flemming[2]) hat der Cuticularsaum an den Kiemenblättern der Salamanderlarve „eine Art Vacuolenbau." Ein solcher ist aber nach Flemming an dem übrigen Körperepithel nicht vorhanden. Demgemäss bildet dieser Forscher vom Schwanz der Salamanderlarve einen porösen Saum im Flächenbild ab[3]) und sagt, dass der Saum im Querschnitt eine Stäbchenstrichelung besitze. Nun aber schliesst die Querstrichelung des Durchschnittbildes durchaus nicht den „vacuolären" Bau aus, sobald diese Vacuolen Röhrenform besitzen. Eine, von der einfachen Porensaumstruktur abweichende Beschreibung des Cuticularsaumes bei Salamanderlarven hat K. C. Schneider[4]) gegeben, welche hinsichtlich der Flächenbilder mit meiner später zu gebenden Beschreibung übereinstimmt. Die den gestrichelten Grenzsaum hier durchsetzenden Protoplasmafäden „sind durch eine leicht färbbare Kittsubstanz zu Alveolenwandungen verbunden, welche auf flächenhaften Ausschnitten der Zellen hexagonale Maschen bilden und, bei Mangel an Pigment, eine hellere Zwischensubstanz zeigen". Entsprechend lauten Schneiders Angaben für Ammocoetes.

Indem ich zu meinen eigenen Befunden übergehe, aus welchen sich ergibt, wie ausserordentlich günstig für die Untersuchung des Grenzsaumes die Larven mancher anuren Amphibien und in Übereinstimmung mit F. E. Schulze besonders diejenigen von Pelobates fuscus sind, beginne ich mit dem auffallendsten Bilde,

[1]) F. Leydig: Zelle und Gewebe 1885.

[2]) W. Flemming: „Zelle" in Merkel-Bonnets Ergebnissen Band V, 1896, S. 267.

[3]) Derselbe: Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882, Taf. IIa, Fig. 19.

[4]) K. C. Schneider: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.

wie es durch die Betrachtung der lebenden bezw. überlebenden Epidermis junger Larven der Knoblauchkröte von 1—2 cm Länge mit Leichtigkeit zu erhalten ist. Hier liegt eine auf den ersten Blick durchaus fremdartige Struktur der Aussenfläche einer Wirbeltierepidermis vor, wie sie in dieser Ausbildung von keinem anderen Wirbeltier bekannt ist. Am bequemsten ist es natürlich, den ganzen abgeschnittenen Schwanz in Wasser oder physiologischer Kochsalzlösung unter gestütztem Deckglas zu untersuchen. Der Pigmentgehalt der äussersten Epidermiszellen, der bei anderen Larven der genannten Länge, z. B. bei Rana fusca und Bufo vulgaris, die Struktur der äussersten Zellschicht fast ganz verdeckt, fehlt hier an vielen leicht auffindbaren Stellen. Neben der Fremdartigkeit der Struktur überrascht die ausserordentliche Zierlichkeit. Schon bei verhältnismässig schwacher Vergrösserung erscheint bei Einstellung auf die Oberfläche diese wie von einem feinen bei bestimmter Einstellung glänzenden d. h. stark lichtbrechenden Netz überzogen, dessen in bestimmten Grenzen schwankende Maschen verhältnismässig weit und dessen Bälkchen im allgemeinen zart erscheinen. Ein solches Bild ist von dem Schwanzflossensaum einer 12 mm langen Pelobates-Larve in Fig. 1 Tafel XX nach dem Leben naturgetreu bei nur zirka 500 facher Vergrösserung (!) gezeichnet. Ausser dem Netz als solchem ist in vielen Fällen und an vielen Stellen das völlige Fehlen der Zellgrenzen der Aussenschicht des Epithels überraschend. Daneben existieren alle Übergangsformen von fehlenden bis zu deutlich ausgebildeten Zellgrenzen. So kommt es, dass man oft erst nach einer genaueren Betrachtung oder einer gewissen Übung innerhalb des auffallenden Flächenbildes Zellgrenzen heraustindet. In der Fig. 1 ist dieses charakteristische Verhalten gut zum Ausdruck gekommen, wobei ich nochmals hervorhebe, dass es sich nicht etwa um ein durch präparatorische Wirkung entstandenes Bild handelt. Am deutlichsten lässt sich die mittlere zirka siebeneckige Zelle innerhalb des Maschennetzes herauserkennen, von ihr läuft nach dem oberen Tafelrand vertikal eine deutliche Grenze: auch nach dem unteren Rande hin sieht man deutliche Grenzen. Dagegen ist es in den beiden Seitenteilen der Abbildung kaum möglich die Zellen zu trennen. Da wir wissen, dass die Grenzen dieser Aussenschicht durch die die Intercellularräume nach aussen abschliessenden Kittleisten (Th. Cohn) gebildet werden, so er-

hält man den Eindruck, dass diese Abgrenzung innerhalb des auf diesem Jugendstadium noch teilweise syncytialen Verbandes erst in allmählicher Ausbildung begriffen ist. Da, wo es zu einer solchen Ausbildung gekommen ist, erkennt man, dass die die Zellgrenzen bildende Substanz sich optisch genau ebenso, nämlich in gleichem Grade stark lichtbrechend, verhält, wie die Bälkchen, welche die annähernd kreisrunden Maschen begrenzen. Man erhält den Eindruck, dass aus der lichtbrechenden Substanz des Gitternetzes die Zellgrenzen sich allmählich einzelnen Strassen vergleichbar als etwas breitere Massen derselben Substanz, welche innerhalb der Grenzen einer Einzelzelle die Netzsubstanz bildet, herausdifferenzieren. Nach dieser Auffassung, die sich, wie gesagt, dem optischen Verhalten und dem Charakter des ganzen Bildes nach, aufdrängt, wäre die Kittleisten-Substanz identisch mit derjenigen des gesamten Netzes, sodass die ganze Aussenfläche bei ausgebildeten Zellgrenzen von einem Netze einer einheitlichen Substanz in Anspruch genommen wäre, welches gröbere Bälkchen — die Kittleisten der Epithelzellen — und innerhalb dieser die zahlreichen feineren Bälkchen bildet.

Schon im lebenden Präparat lässt sich erkennen, dass das zierliche Netz nur die äusserste Zone der oberflächlichen Zellschicht einnimmt. Bei geringer Senkung des Tubus verschwindet das Bild und — mehr oder weniger deutlich — erscheinen die blassen Kerne der zugehörigen Deckzellen. Die ganze „Netzstruktur“ liegt also, bei Einstellung von oben betrachtet, über der Kernzone der Zelle. Dies tritt deutlich in der Fig. 2 hervor. Auch diese entstammt dem Flossensaum einer 12 mm langen Pelobates-Larve und zwar einer Region, in welcher die Zellgrenzen gut ausgeprägt waren. Übrigens hatte ich öfters den Eindruck, als ob durch die Konservierung innerhalb des Netzes Zellgrenzen in schärferer und gradlinigerer Ausprägung hervortraten, als sie sich am lebenden Objekt darboten. Das in Fig. 2 dargestellte Präparat wurde mit Osmiumsäure von 0,5% vorbehandelt und nach Übertragung und Auswaschen in 1% wässrige Kaliumbichromatlösung in Alauncochenille gefärbt[1]) in Wasser aus-

[1]) Das Auswaschen der Osmiumpräparate mit häufig gewechselter 1% Kaliumbichromatlösung — mehrere Tage hindurch und die direkte Übertragung in (nicht alte) Alauncochenillelösung kann ich als einfache und vortreffliche Kernfärbemethode von Osmiumpräparaten sowohl für Schnitte als für Stücke sehr empfehlen.

gewaschen und in KMW [1]) eingeschlossen. Man sieht in der Abbildung unter dem Gitternetz, welches die beiden Zellen gleichsam bedeckt, die Kerne und deren Inhalt in dem Tone (nicht in der Farbe), dargestellt, wie er durch die Cochenillefärbung erzielt war.

Dass es sich bei der beschriebenen Struktur um die „Cuticula" handelt, braucht kaum hervorgehoben zu werden, obwohl eine deutliche Vorstellung natürlich erst von den später zu gebenden Durchschnittsbildern gewonnen werden kann. Schon die Übereinstimmung mit der Schilderung, die F. E. Schulze von der Cuticula gab, lässt hierüber keinen Zweifel. Vergleicht man aber das oben (S. 547) zitierte Bild, welches von F. E. Schulze von der Cuticula bei 1200 facher Vergrösserung nach einer Mikrophotographie stammt mit meinen bei nur 500 facher Vergrösserung mit dem Zeichenapparat gezeichneten Figuren 1 und 2, so fällt sofort der annähernd gleiche Durchmesser der „Maschen" des „Netzes" auf. Die Erklärung gibt ein Vergleich meiner Figur 1 mit der Figur 3. Beide sind bei der gleichen Vergrösserung (Leitz Objektiv 7, Okular III, Tubuslänge 160) von ca. 500 gezeichnet, und winzig erscheinen die Maschen des Netzes in Fig. 3 gegenüber denen von Fig. 1. Beide Bilder rühren von verschieden alten Larven her; Figur 1 von einer 12 mm langen, Figur 3 von einer 6,5 mm langen, fast ausgewachsenen Larve. Mit der Abnahme der Zellengrösse im Verlauf des Wachstums der Larven ist an die Stelle des bei jungen Larven so groben „Netzes" allmählich ein viel feineres getreten. Zum Studium des Saumes, sowie zu der noch dunklen, aber an diesem Objekt vortrefflich zu untersuchenden Genese des Saumes hat man also von jüngsten Larven auszugehen. Die genannte Abbildung von F. E. Schulze stammt von einer ausgewachsenen Larve.

Wenn es nun auch möglich ist, die beschriebene auffallende Struktur ohne weiteres am lebenden Objekt zu erkennen, diese Struktur tadellos zu konservieren und dieselbe mit meiner Kaliumbichromatosmiumhämateïnmethode [2]) gefärbt im Lackpräparat zu

[1]) Mit KMW bezeichne ich das von mir viel angewandte, schon mehrfach erwähnte schwachlichtbrechende Medium, das aus gleichen Volumteilen Kali aceticum, Methylalkohol und Wasser besteht.

[2]) O. Schultze: Über Stückfärbung mit Chromhämatoxylin. Zeitschr. für wiss. Mikroskopie, 1904.

erhalten (vergl. Fig. 14 und 15), so gelingt es doch auch mit Hülfe einer kombinierten Wirkung von Silbernitrat und Überosmiumsäure das eigenartige Oberflächenbild in so guter Weise prägnant darzustellen, dass ich diese Bilder hier wiedergeben möchte. Die betreffenden Präparate haben den Figuren 4 und 5 von Pelobates-Larven von 15 mm Länge zugrunde gelegen, die zugleich genau in der erzielten Farbe wiedergegeben sind. Die angewandte Methode dürfte sich auch sonst zur Darstellung von Zellgrenzen empfehlen. Figur 4 wurde in folgender Weise gewonnen. Die lebende Larve wurde für 30 Minuten in Argentum nitricum von 2 % mit 0,1 % Osmiumsäuregehalt übertragen, dann in Aq. dest. abgespült und in vollem Sonnenlicht 30 Minuten lang reduziert. Nach Einlegen in Alkohol von 50 % wurde in üblicher Weise in Canadabalsam eingeschlossen. Zur Abbildung wurden absichtlich einige Zellen gewählt, in denen einige der „Netzmaschen" sich durch auffallende, fast abnorme Grösse auszeichneten. Auch die Figur 5 ist einem Silbernitratpräparat entnommen. Es unterscheidet sich von den vorigen vor allem dadurch, dass der bei der Silbernitratreduktion eingetretene Niederschlag ein tiefschwarzer ist und vielfach auch die Kerne erfüllt hat. Es wurde eine Stelle zur Abbildung gewählt, in welcher vollständige neben unvollständiger Reduktion zugleich vorhanden war. In diesem Falle war die lebende Larve für 24 Stunden in Osmiumsäure von 0,5 % eingelegt und dann für 24 Stunden in Arg. nitr. von 2 % übertragen worden. Nach Abspülung in Wasser erfolgte innerhalb von wenigen Minuten die Reduktion in 1 %iger wässeriger Hydrochinonlösung in der abgebildeten Weise. Auch mit 1 %iger Pyrogallussäurelösung erhielt ich gute Resultate.

Von anderen Anuren erwiesen sich die Larven von Bufo cinereus auf frühem Stadium wegen ihres starken Epidermispigmentes als ungeeignet. Sehr brauchbar jedoch sind die Larven des grünen Wasserfrosches. Geeignete (nicht zu pigmentreiche) Stellen des Flossensaumes von Rana esculenta-Larven von erst 8 mm Länge geben zierliche Bilder (s. Fig. 6 und 7). Die Figur 6 ist nach dem im Wasser liegenden Schwanz der lebenden Larve gezeichnet. Die fünf dargestellten Zellen enthalten noch einige kugelförmige Dotterelemente. Die Maschen des Saumes sind sehr gleichmässig ausgebildet und in die sie begrenzenden Bälkchen (bezw. Alveolen-

wände, s. unten) sind ebenso wie in die Zellgrenzen feine Pigmentkörnchen abgelagert, während die Alveolen selbst frei sind und im Leben blasser erscheinen als das sie einschliessende Netz. Auch die Figur 7 ist aus dem Flossensaume einer Esculenta-Larve von 1,0 cm Länge gewonnen. Sechs Zellen umgeben in dem nach Osmiumkonservierung in Wasser eingeschlossenen und gezeichneten Präparate eine der typischen, mit ausserordentlich langen Cilien versehenen Flimmerzellen. In manchen Stellen des Netzes fehlten die Pigmentgranula vollständig. Ein Vergleich der bei gleicher Vergrösserung gezeichneten Säume ungefähr gleichlanger Larven von Rana esculenta und Pelobates ergibt, dass bei Pelobates die Struktur zwar bedeutend gröber ist als bei dem grünen Frosch, jedoch auch bei diesem finden wir einen für genauere Untersuchungen vortrefflich geeigneten Saum. Viel weniger ist dies bei dem braunen Frosch der Fall. In Figur 8 ist das Flächenbild des Saumes der Deckzellen bei homogener Immersion und Okular III (Leitz) dargestellt, wie man es bei jungen Rana fusca-Larven (16 mm Länge) nach Einlegen in Argentum nitricum-Osmiumlösung (s. oben) und Reduktion im Sonnenlicht erhält. In diesem Falle fanden sich neben vollständig imprägnierten Stellen viele unvollständige, in denen im Bereiche mancher Zellen nur wenige oder gar keine Wabenwände zur Anschauung gekommen waren.

Am schwierigsten ist es, gute Oberflächenbilder von Urodelenlarven zu erhalten. Bei Salamanderlarven hat man solche Stellen zu wählen, wo keine Pigmentkörncheneinlagerung die Saumstruktur verdeckt. Am besten geeignet fand ich die Epidermis des Kiemendeckels. Da es aber nicht möglich ist, hier ein frisches Flächenbild bei der erforderlichen starken Vergrösserung zu erhalten, muss man Flächenschnitte wählen.[1])

[1]) Hier wie auch in anderen Fällen habe ich das überaus wichtige Erfordernis tadelloser Konservierung und Vermeidung von Schrumpfung, sei es durch die Konservierung oder durch Prozeduren der Paraffineinbettung, in folgender Weise tunlichst vermieden und bin zu befriedigenden Ergebnissen gelangt, die ich hier einschalten möchte. Zahlreiche Messungen mit dem Zehntelmillimetermaß, die ich immer wieder bei Anwendung verschiedenster Konservierungen machte, haben ergeben, dass die chromsäure- und sublimathaltigen Flüssigkeiten, so gut sie für viele Fälle zweifellos sind, hinter der Osmiumsäure und Kaliumbichromatosmiumsäure bezüglich der zu vermeidenden Schrumpfung weit zurückstehen. Aber auch diese sind bei der üblichen

Ein solcher ist in Fig. 9 nach einem Schnitt von 3 μ Dicke abgebildet. Es hat zweifellos die äusserste Schicht der Deckzellen getroffen. Es ist jede Verwechslung mit dem bekanntlich ähnliche Bilder liefernden „Netz“ der Intercellularen zwischen der oberflächlichen und tiefen Epithelschicht ausgeschlossen, wie wir es durch Flemming und J. E. Schulze zuerst kennen gelernt haben. Man sieht, dass das Charakteristische des Saumes nicht das einer porösen Membran ist, dass vielmehr das Flächenbild in guter Übereinstimmung mit dem Verhalten bei den Anuren wie ein Gitter erscheint, dessen Maschen sich hier allerdings weniger kreisrund, als vielmehr polygonal erweisen. Ich muss dieses Aussehen als das normale bezeichnen, denn die genau gleiche Behandlung des Saumes bei Pelobates und Rana esculenta konserviert die Struktur, welche dieser im Leben zeigt, tadellos.

Die richtige Vorstellung von dem Bau des Saumes gewinnen wir natürlich erst, wenn wir die eigenartigen Flächenbilder mit Querschnittsbildern vergleichen. In Fig. 10 sehen wir ein Querschnittsbild der Epidermis der seitlichen Kopfgegend einer sehr jungen, noch dotterhaltigen Pelobates-Larve (Osmium-Alaun-Cochenille-Präparat). In der Deckzellenschicht waren keine deutlichen Zellgrenzen zu erkennen. Anstatt einer „porösen Cuticula“ sehen wir einen „wabigen“ Saum, der der äussersten Zone der

Paraffineinbettung, welche mit oft lange wirkenden Hitzegraden von 50—60° arbeitet, bekanntlich nachträglichen Schrumpfungen ausgesetzt. Meine Methode ist deshalb folgende: In die Schale, welche die in Alkohol absolutus liegenden und einzubettenden Stücke enthält, giesse ich vom Rande her langsam so viel Cedernöl, dass die am Boden sich ansammelnde Ölschicht hoch genug ist, um die zunächst mit dem Alkohol auf dem Öl schwimmenden, allmählich untersinkenden Stücke ganz aufzunehmen. Nach einigen Stunden oder länger (je nach der Grösse der Objekte) wird die Flüssigkeit abgegossen und schnell durch reines Cedernöl ersetzt. Aus diesem kommen die Stücke in Paraffin von nur 36° Schmelzpunkt (bezogen von Grüber) und schliesslich möglichst kurz (je nach der Grösse, dünne Stücke z. B. Retina nur für einen Moment) in Paraffin von 45—48°. Dieses schneide ich im Winter in möglichst kaltem Zimmer und bei offenem Fenster. Im Sommer lege ich die Blöcke vor dem Schneiden in eine mit Eisstückchen gefüllte Porzellanschale oder auch in eine Eis-Salzmischung, die leicht bis zu 10° heruntergeht und schneide nach schnellem Abtrocknen der Blöcke möglichst schnell, bevor der Block wieder warm geworden. So erhält man auch von Paraffin von 48° leicht Schnitte, die wenige Mikren dick sind. Oft habe ich auch das Messer in geeignet vorsichtiger Weise auf einem Eisblocke gekühlt.

Deckzellen entspricht und zweifellos als modifizierte Zellsubstanz zu deuten ist. Wir sehen, wie das Protoplasma von innen her zwischen die einzelnen Waben eindringt und sich nach aussen verschmälernd die Septen zwischen den Waben bildet. dieselben Septen. die uns im Flächenbilde als Netzbälkchen erscheinen (vergl. Fig. 10 mit Fig. 1). Im ganzen hat jedoch der in Fig. 10 abgebildete Schnitt etwas Unvollkommenes. sodass man auch keinen sicheren Schluss ziehen möchte mit bezug auf die Frage, ob die Waben alle nach aussen abgeschlossen sind. Verschiebungen oder Verzerrungen der Waben im Querschnitt sind hier offenbar im Spiel. So wird man sich auch nicht berechtigt fühlen, die eine der Waben, die links von der Mitte des Randes geöffnet erscheint, als in natura geöffnet gewesen zu deuten. Bessere Bilder geben die in den Figuren 11—13 abgebildeten Querschnitte von Rana esculenta-Larven. die ich mit den Flächenbildern derselben Larve (Fig. 6 und 7) zu vergleichen bitte. In Fig. 11 ist die Epidermis noch reich an Dotterelementen und Pigmentkörnchen; Zellgrenzen treten nicht hervor. Bei der 14 mm langen Larve (Fig. 12 und 13) ist die Struktur des Saumes in bester Weise konserviert. Die Epidermis ist noch zweischichtig. Der Coriumanlage sitzen pyramidenförmige, nicht immer im Bereich des Kernes getroffene Zellen mit ihrer Basis auf, während der periphere Fortsatz — die Spitze der Pyramide — nach aussen verlängert gedacht auf die Zellgrenzen (Kittleisten) der Deckzellen trifft. Diese sind durch Interzellularen mit der tieferen Zellschicht allenthalben verbunden, haben eine einer Halbkugel zu vergleichende Form und bilden mit ihrem peripheren Teil die sogenannte Cuticula. Sie lässt sich nunmehr direkt mit einer Bienenwabe vergleichen, deren Wände nichts sind als pigmentkörnchenführende, nach aussen zwischen die Waben in Form eines aus dünnen Wänden gebildeten Fachwerks gleichsam vorgeschobene, wenn auch, wie die starke Lichtbrechung im Flächenbilde lehrt, modifizierte Zellsubstanz, die im Flächenbild naturgemäss den Eindruck des Pigmentkörnchen einschliessenden Netzes macht. Indem die röhrenartigen Protoplasmafortsätze, welche die Waben begrenzen, breit aus dem Zellkörper sich erheben, nach aussen sich gleichsam zuschärfend, erscheint zugleich die einzelne Wabe gegen den Zellkörper konvex vorspringend. Obwohl die Form der Waben sich im allgemeinen

gleich bleibt, sehen wir doch solche von besonderer Weite (s. Fig. 13) und Tiefe (s. Fig. 12) zwischen die übrigen eingelagert. Nur im Bereich der spärlichen, mehr und mehr der Rückbildung verfallenden Flimmerzellen ist der Saum hie und da unterbrochen (s. Fig. 12).

Viel schwieriger als dieser Saum bei den genannten Anuren ist der der Urodelen im Querschnitt zu untersuchen, was schon aus der Tatsache zu entnehmen ist, dass das Vorhandensein des Saumes bei Urodelenlarven bereits überhaupt angezweifelt worden ist. Für die Untersuchung des Querschnittes ist der grösste Teil der Oberhaut bei Salamanderlarven ungeeignet, da die Cuticula mit Ausnahme der Bauchfläche fast überall von feinsten Pigmentkörnchen durchsetzt ist, man müsste dann pigmentlösende Reagentien in Anwendung bringen. Übrigens ist auch die Cuticula keineswegs an allen Stellen des Integumentes von gleicher Dicke. Sehr geeignet ist das Operculum, das sich ausserdem infolge seiner Dünnheit empfiehlt, die man dadurch noch steigern kann, dass man dessen Muskel- und Innenepithelschicht vorher durch Spaltung entfernt. An dem dünnen Querschnitt des mit Hämateïn intensiv geschwärzten Präparates sind die den Abschluss der Interzellularen bildenden Kittleisten der äusseren Epidermiszellen (Deckzellen) deutlich als schwarze Linien imprägniert zu erkennen. Der Saum zeigt die bekannte Querstrichelung. Dunklere sehr feine Linien finden sich in ziemlich regelmässigen Abständen durch breitere hellere Zwischenräume getrennt. Bei der Betrachtung mit der Immersion erscheinen die dunkleren Linien jedoch nie so gleichmässig in einer Ebene gelagert, wie dies in Fig. 24 nach der Einstellung auf mehrere Ebenen eingezeichnet ist. Dieses Bild deckt sich vortrefflich mit dem Flächenbild der Fig. 9, wobei zu beachten ist, dass diese mit einem stärkeren Okular als Fig. 14 gezeichnet wurde. Es unterliegt aber keinem Zweifel, dass wir es hier, ebenso wie bei den Anuren, mit einem wabenartigen, aus nebeneinander gereihten röhrenförmigen Alveolen aufgebauten Saum zu tun haben. Die feinen dunklen Querlinien entsprechen den je nach der Einstellung bald im Flächenbild bald im optischen Querschnitt sichtbaren dünnen Alveolenwänden. Diese Auffassung wird in solchen Fällen noch klarer, in denen, wie es unvermeidlich ist, neben genauen Querschnitten geringe Schiefschnitte vorliegen. Man sieht hier

mit der Immersion oft den der Dicke des Schnittes entsprechenden Teil des Saumes in schiefer Aufsicht und überzeugt sich auf das deutlichste, dass die feinen Querlinien des Durchschnitts am freien Durchchnittsrande des Saumes genau in das bei etwas tieferer Einstellung schief von der Fläche sichtbare „Oberflächennetz“ übergehen; ebenso sieht man, dass die breiten helleren Zwischenräume zwischen den feinen dunkler erscheinenden Septen genau den Maschen des Flächenbildes entsprechen.

Eine Unterscheidung in eine dem gestrichelten Saum entsprechende „Pseudocuticula“ und eine aufgelagerte „Cuticula“ wie sie G. Wolff[1]) ausgehend von der Cuticula des Amphioxus, bei Petromyzon und bei Salamandra atra unterschied, erscheint mir hier nicht berechtigt. Oft auch erhält man die, auch von Flimmerzellen und Darmepithelzellen her bekannten Bilder, in welchen die Querlinien oder „Stäbchen“ am freien Rande in kugelförmige Anschwellungen übergehen. An solchen Objekten sieht man klar, dass da, wo solche „Knöpfchen“ als dunkle Pünktchen vorliegen, diese hier nichts anders sind, als die optischen Durchschnitte des freien Randes von Alveolenwänden oder Knotenpunkten mehrerer zusammentreffender Alveolenwände. Man überzeugt sich mit Sicherheit, dass hier von Stäbchen oder Protoplasmafäden mit kugelförmigen Endanschwellungen nichts vorhanden ist. Eine wesentliche Vorbedingung für solche das Durchschnittsbild mit der Flächenansicht des der Schnittdicke entsprechenden schmalen, etwas schief geneigten und je nach der Einstellung eine Aufsicht ermöglichenden Teiles des Saumes kombinierende Betrachtung ist jedoch, dass man die Paraffinschnitte nach der Fixierung auf dem Objektträger nicht trocknet. Denn die — vollends im Wärmeschrank — vorgenommene, dem Aufkleben mit Wasser, Alkohol u. a. folgende völlige Auftrocknung der Schnitte führt zu einer innerhalb des auch dünnsten Schnittes bei Betrachtung mit Immersion höchst störenden Verflachung des Bildes und zu einer Zerstörung des auch noch im dünnsten Schnitte vorhandenen Reliefs. Man hat sich vielfach an diese aufgetrockneten verflachten Bilder ganz gewöhnt. Und doch werden sie demjenigen der, wie ich, in folgender Weise vorgeht, bald ebenso nur als Notbehelf erscheinen, wie mir. Hierzu kommt

[1]) G. Wolff: Die Cuticula der Wirbeltierepidermis. Jenaische Zeitschrift, Bd. 23. 1889.

freilich, dass ich ein Feind des Färbens auf dem Objektträger bin, obwohl sich solches ja nicht völlig vermeiden lässt. Aber ich bin überzeugt, dass jeder, der die von mir beschriebene[1]) und sehr viel ausgeübte Doppelfärbung im Stück mit Osmiumchromhämateïn und Alauncochenille versucht hat, zu der Überzeugung kommt, dass sie die Objektträgerfärbung für eine grosse Menge von Strukturverhältnissen — einschliesslich feiner Zellstruktur — ersetzt bezw. übertrifft. Man klebe zwei von völlig gleichen Schnitten den einen mit Wasser auf und trockne und „verflache" ihn auf diese Weise, den andern mit Nelkenölcollodium, das den Schnitt nicht antrocknet und vergleiche: man wird, wo es sich um feine Strukturverhältnisse handelt, dem Aufkleben mit Nelkenölcollodium bei weitem den Vorzug geben.

Ich komme nun zu der Frage nach der Bedeutung der beschriebenen Saumstruktur. Die Betrachtung der Fig. 11 und anderer erinnert ohne weiteres an die bekannten Bilder, die wir von dem sekreterfüllten Teil einer Becherzelle kennen, und es erscheint sonach, wenn ich mich auch niemals überzeugen konnte, dass die Waben des Saumes nach aussen geöffnet sind, zum mindesten berechtigt, auch hier die Frage nach einem sekretorischen Vorgang zu stellen. Schon F. E. Schulze vermutete einen innerhalb der Maschenräume des Leistennetzes bei Pelobateslarven sich abspielenden Sekretionsvorgang. Er sagt[2]): „Eine merkwürdige Veränderung tritt durch die Chromsäure-Einwirkung an dem cuticularen Grenzsaume der oberen Epidermiszellen auf. In jeder der kleinen Maschen des cuticularen Leistennetzes zeigt sich ein zentral gelegener ziemlich stark lichtbrechender Körper von der Gestalt eines oben abgerundeten unten mit schwacher Verbreiterung aufliegenden Zapfens oder Kegels, welcher in vielen Fällen sich leicht von dem Grunde der Leistenmaschen ablöst und dann als ein kleines eiförmiges Gebilde aus der Maschenlücke herausfallen kann (Taf. II Fig. 10—12). Lässt man auf ein überlebendes, eben frisch abgeschnittenes Hautstückchen, dessen Cuticularsaum zunächst noch nichts von diesen Körperchen zeigt, langsam ein coagulierend wirkendes Reagenz, etwa $ChrO^3$ oder Au Cl einwirken, so sieht man, wie sich in jedem Maschenraume der vorher gleichmässig helle Inhalt zu einem zentralen

[1]) O. Schultze l. c.

[2]) F. E. Schulze: Über die inneren Kiemen etc. l. c. S. 24.

Coagulum zusammenzieht, und so die eben beschriebenen stark lichtbrechenden Klümpchen entstehen. Da ich bei der reinen Seitenansicht feiner senkrechter Durchschnitte keine scharf vom Plasmakörper der Zelle abgesetzte besondere Basalplatte des 2 bis 3 μ dicken Cuticularsaumes habe wahrnehmen können (Taf. II Fig. 8 u. 10), so bin ich zu der Ansicht gelangt, dass es sich hier um ein im Plasmakörper der Grenzzellen ausgeschiedenes weiches Sekret handelt, welches die Maschenräume des Leistennetzes des Cuticularsaumes im Leben vollständig ausfüllt, und dessen äussere freie Oberfläche direkt vom umgebenden Wasser bespült wird".

Obwohl ich die von F. E. Schulze hier beschriebenen Coagulationserscheinungen nicht verfolgt habe, bin ich doch vollkommen in Übereinstimmung mit ihm, insofern als auch ich hier die Bildung eines Sekretes für zweifellos halte, wenn auch auf Grund anderer, die Beobachtung F. E. Schulzes erweiternder Angaben. Die Untersuchung des lebenden bezw. überlebenden Saumes lässt zwar in zahlreichen Fällen die Waben desselben homogen erscheinen. In vielen Fällen beobachtet man jedoch in jeder Wabe ein mehr oder weniger glänzendes Korn, sodass es nach diesem Befunde am frischen Präparat keinem Zweifel unterliegen kann, dass diese Granula vitale Bildungen sind. Es ist nur ein Zufall, dass unter meinen hier gegebenen Abbildungen, die ich nicht noch vermehren wollte, keine solchen Granula nach dem Leben dargestellt zeigt. Die Behandlung mit der nicht coagulierend wirkenden Osmiumsäure oder Kaliumbichromatosmiumsäure ermöglicht die Konservierung und nachträgliche Hämateïnfärbung dieser Granula in trefflicher Weise sowohl bei Pelobates- als bei Rana esculenta-Larven. Fig. 15 zeigt sechs solcher Zellen im Flächenbild des gefärbten und durch Abziehen median halbierten Saumes von einer 13 mm langen Pelobates-Larve. Instruktiver ist der von der Esculenta-Larve in Fig. 14 dünne Flachschnitt der Cuticula einer Zelle und angrenzender Zellteile. Ergänzend wirkt das in Fig. 25 gegebene Querschnittsbild, das die in den Waben des Saumes gelegenen Granula von einer jungen Rana esculenta zeigt. Im allgemeinen gilt, wenn auch nicht immer genau wiederkehrend, folgendes: Die kleineren Waben enthalten stärker gefärbte Granula. Die grössten sind entweder leer oder sie enthalten eine ganz blass

gefärbte Masse. Dazwischen finden wir Übergangstadien, sodass man zu der Überzeugung kommt, dass hier, wie in vielen Drüsenzellen, Sekretgranula unter „Aufquellung" in das Sekret sich umwandeln. Wir werden in dieser Auffassung bestärkt, wenn wir finden, dass die Deckzellen in ihrem Plasma reichlich mit blassen Körnern erfüllt sind, die ich als Vorstadien der oft in den Waben gefundenen Granula deute. Fassen wir alles zusammen, so sind wir berechtigt zu sagen, dass hier innerhalb der Epidermisdeckzellen ein Sekretionsvorgang stattfindet, der an die weitverbreitete, zumteil enorme abscheidende Tätigkeit der Oberhaut bei vielen wirbellosen Tieren erinnert. Auch denken wir hier an die bei den höheren Wirbeltieren aus den Keratohyalinkörnern der Epidermiszellen hervorgehende Abscheidung des Keratins.

Es liegt nahe, an Mucinbildung zu denken. Jedoch versagen, wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung[1]) bemerkte, die üblichen Reaktionen auf Mucin vollkommen (Delafields Hämatoxylin, Mucinkarmin nach P. Mayer, Thionin nach Hoyer).

Eine Verallgemeinerung dieser hier geschilderten sekretorischen Bedeutung der Aussencuticula liegt mir jetzt fern; jedoch wird man zugeben, dass eine Prüfung auch anderer Cuticulae von diesem Gesichtspunkte aus gerechtfertigt ist. Mir scheint, dass es sich hier bei den Amphibienlarven um einen im Verhältnis zu anderen Cuticulae — besonders von Wirbellosen — geringeren Ausbildungsgrad einer von der sezernierenden Zelle sich weniger emanzipierenden Schicht handelt, die während der ganzen Zeit ihres Bestehens ein typischer Zellbestandteil bleibt. Mit der Verhärtung des in den Alveolen gebildeten Sekretes könnte die bei den Amphibien nicht zur Ausbildung kommende Ablösbarkeit und grössere Selbständigkeit des Sekretes, d. h. der Cuticula, zur Ausbildung kommen. Der alveoläre Bau könnte bei weiterer Ausbildung durch Schwund der plasmatischen Alveolenwände und Verschmelzung der in den Alveolen gebildeten Sekretmassen in einen porösen übergehen, sodass (vergl. Fig. 1) nur in den Knotenpunkten des Netzes oder, besser ausgedrückt, nur da, wo die Wände mehrerer Waben zusammenstossen, die plasmatischen Teile als nunmehr in feinen Röhrchen oder Poren liegende

[1]) O. Schultze: Über Sekretionsvorgänge in Epidermiszellen. Sitzungsbericht der phys. med. Gesellsch. zu Würzburg. 19. Juli 1906.

„Plasmastäbchen" sich erhalten. Die Entwicklung zweifellos „poröser" Cuticulae würde hier Aufschluss geben. Allerdings müssen wir auch hier wohl bedenken, dass die Aussencuticulae von Wirbeltieren und Wirbellosen gewiss nicht ohne weiteres einen Vergleich zulassen. Man denke nur an die zierliche aus sich rechtwinklig kreuzenden Fasern aufgebaute Struktur der Cuticula eines Lumbricus. Auch hier hat freilich Sukatschoff[1]) ebenso wie bei Hirudo, Aulostomum und im Chitinpanzer von Gammarus eine feinwabige Struktur beschrieben. In jedem Falle aber glaube ich gezeigt zu haben, dass die Bildung der Aussencuticula mit typischen, morphologisch nachweisbaren Sekretionsvorgängen innerhalb der Deckzellen einhergehen kann und dass sie bei den beschriebenen Objekten nichts ist, als ein durch die sekretorische Funktion erklärter Zellbestandteil.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XX.

Fig. 1. Flächenbild der Cuticula in Deckzellen einer 12 mm langen Pelobates-Larve. Flossensaum, lebend. Leitz Oc. III, Obj. 7.

Fig. 2. Zwei Deckzellen mit Cuticula aus dem Flossensaum einer 12 mm langen Pelobates-Larve. Osmium-Kaliumbichromat-Alauncochenille-Präparat. Vergr. wie Fig. 1.

Fig. 3. Sechs Deckzellen aus dem Flossensaum einer 65 mm langen Pelobates-Larve. Lebend. Vergr. wie Fig. 1 und 2. Die Zellen und Waben der Cuticula sind bedeutend kleiner geworden.

Fig. 4. Vier Deckzellen aus dem Flossensaum einer 15 mm langen Pelobates-Larve. Zellgrenzen und Wabenwände durch Argentum nitricum dargestellt. Leitz Oc. I, Obj. 7.

Fig. 5. Osmium-Argentum nitricum-Hydrochinon-Präparat der Deckzellenschicht einer 15 mm langen Pelobates-Larve. Die Reaktion hat die Waben der Cuticula nicht überall gleich deutlich kenntlich gemacht. Vergr. wie Fig. 4.

Fig. 6. Cuticula einer 8 mm langen Larve von Rana esculenta; lebender Flossensaum in Wasser untersucht. Vergr. wie Fig. 1—3.

Fig. 7. Flächenbild der Deckzellenschicht des Flossensaumes einer 1,0 cm langen Larve von R. esculenta. In der Mitte eine Flimmerzelle. Die umgebenden Zellen mit den Waben der Cuticula, deren Wände teilweise Pigment-Körnchen enthalten. Osmium-Präparat. Leitz Oc. I. Hom. Immers. 1/12.

---

[1]) B. Sukatschoff: Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern. Zeitschr. f. w. Zoologie. Bd. 66, 1899.

Fig. 8. Cuticula der Deckzellen einer 16 mm langen Larve von Rana fusca. Die Waben sind durch Argentum nitricum nur zumteil sichtbar gemacht.

Fig. 9. Flächenbild der Cuticula der Larve von Salamandra maculata. Flachschnitt des Operculum. Osmium-Kaliumbichromat-Haemateïn-Präparat. Leitz Oc. III. Hom. Immers. 1/12.

Fig. 10. Querschnitt der Epidermis einer jungen Larve von Pelobates fuscus. Osmium-Alauncochenille-Präparat. Vergr. 500.

Fig. 11. Querschnitt der Epidermis einer jungen Larve von Rana esculenta. Osmium-Kaliumbichromat-Boraxkarmin. Leitz Oc. I. Hom. Imm. 1/12.

Fig. 12. Querschnitt der Epidermis einer 14 mm langen Larve von Rana esculenta. In der Mitte eine in Rückbildung stehende Flimmerzelle. Osmium-Haemateïn-Präparat. Leitz Oc. III. Hom. Immers. 1/12.

Fig. 13. Querschnitt wie vorher.

Fig. 14. Flachschnitt der Cuticula einer 14 mm langen Larve von Rana esculenta. Granula in den Waben. Leitz Oc. III. Hom. Immers. 1/12.

Fig. 15. Flächenbild des Cuticularsaumes einer 13 mm langen Pelobates-Larve mit Sekret in den Waben. Osmium-Kaliumbichromat-Haemateïn-Präparat des Flossensaumes. Leitz Oc. III, Obj. 7.

Fig. 16—23. Diese Figuren zeigen je eine Deckzelle gezeichnet bei Einstellung auf die Cuticula nach Einlegen des der lebenden 1,0 cm langen Larve von R. esculenta abgeschnittenen Schwanzes in verschiedenartige Reagentien, um deren Wirkung auf die Cuticula zu prüfen. Es zeigte sich, dass der wabige Bau im allgemeinen gegen die verschiedenen Reagentien sich als gleich widerstandsfähig erweist. Die Zeichnungen wurden alle an Präparaten gefertigt, die innerhalb eines Tropfens der angewandten Fixierungsflüssigkeit — ohne Anwendung von Färbemitteln — lagen. Das Vorhandensein bezw. Fehlen der Sekretkörner in den Waben steht in keiner Beziehung zu der Reagentienwirkung.

- Fig. 16: Chromsäure 0,25%.
- Fig. 17: Salpetersäure 3%.
- Fig. 18: Sublimat, concentriert.
- Fig. 19: Formollösung 10%.
- Fig. 20: Alkohol absol.
- Fig. 21: Osmium 0,5%.
- Fig. 22: Chromosmiumessigsäure (starke Mischung).
- Fig. 23: Kaliumbichromatosmiumsäure. Das Bild nach Fixierung in Zenkerscher Flüssigkeit gleicht dem der Fig. 16.

Fig. 24. Querschnitt der Epidermis mit Cuticula des Operculum einer Salamander-Larve von 3,0 cm Länge. Kaliumbichromatosmiumsäure-Haemateïn. Leitz Oc. I. Kom. Immers. 1/1.

Fig. 25. Querschnitt der Epidermis mit Cuticularsaum einer 14 mm langen Larve von Rana esculenta. Behandlung und Vergr. wie Fig. 24.

Die Paraganglien bei den Vögeln.

Von

M. U. Dr. **Wilhelm Kose**, Dresden.

Hierzu Tafel XXI—XXIII und 1 Textfigur.

Erster Teil.

1. Einleitung.

In der Geschichte der sog. „Nebenniere" der Autoren sind zwei grosse Perioden zu verzeichnen. Bis auf Kohn betrachtete man ganz allgemein die Zellen der „Marksubstanz" als eigene, der „Nebenniere" zukommende Elemente und nahm überdies noch eine Umwandlung von Rinden- in Markzellen an. Damals schon kannte man bereits viele von der „Nebenniere" völlig getrennte und dem sympathischen Nervensysteme angeschlossene Gruppen von „Marksubstanz". Schon dieser Namen deutet darauf hin, in welcher Weise man sich dies Vorkommen zu erklären versuchte. Man betrachtete alle diese Zellanhäufungen eben nur als versprengte Marksubstanz der Nebenniere. Auch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, die den Ursprung der sogenannten „Marksubstanz" der Nebenniere aus den Anlagen sympathischer Ganglien demonstrierten, beirrten die Forscher nicht in ihrer Auffassung.

Erst Kohn stellte sich durch seine aus zahlreichen Untersuchungen gewonnene Theorie in einen direkten Gegensatz zu dieser allgemein angenommenen Meinung. Es liegt nun nicht im Plane meiner Arbeit, eine chronologische Darstellung der sämtlichen diesbezüglichen Arbeiten aller Autoren zu geben; auch wäre dies überflüssig, da Kohn in seinen Publikationen, besonders aber in „Die Paraganglien" (9) und „Das chromaffine Gewebe" (10) sich dieser Aufgabe in einer übersichtlichen und erschöpfenden Art und Weise entledigt hat. Ich verweise daher hier auf diese Arbeiten. Es sei mir aber an dieser Stelle gestattet, nur in grossen Zügen die prinzipielle Wandlung in der Beurteilung der sog. „Marksubstanz" der „Nebenniere" hervorzuheben.

Die Publikationen Kohns erweckten das lebhafteste Interesse an der Entscheidung der Frage nach dem geweblichen Charakter der sog. „Marksubstanz". Es folgten nun eine ganze Reihe von weiteren Untersuchungen und es wurden nicht bloss alle Wirbeltierklassen, sondern auch die Wirbellosen mit in den Bereich der Betrachtungen gezogen.

Die Lösung der schwebenden Fragen wurde sowohl durch histologische und entwicklungsgeschichtliche Methoden als auch auf experimentell physiologischem Wege versucht; pathologische Erfahrungen wurden ebenfalls hierzu verwertet. Nur die Histologie des chromaffinen Gewebes der Vögel erfuhr bis jetzt keine eingehende Berücksichtigung. Meine Arbeit soll nun versuchen, diese Lücke in dem sonst ziemlich geschlossenen Ringe von Untersuchungen auszufüllen. Ich beschränke mich in ihr ausschliesslich auf die Histologie des chromaffinen Gewebes und kann daher nur die in dieses Gebiet gehörigen Arbeiten, nicht aber auch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen eingehender berücksichtigen. Aus der Fülle der Abhandlungen der anderen Autoren werde ich, sofern sie die Vögel nicht zum Gegenstande haben, nur jene gelegentlich hervorheben, die zur Erklärung meines eigenen Standpunktes dienen können. Ich hatte ursprünglich die Absicht, noch viel mehr Material von Vögeln zu bearbeiten, und es liegt auch schon mindestens ein dreimal so reiches schnittfertig im Paraffin. Allein manche Untersuchungen, so z. B. die vielen spezifischen Bindegewebsfärbungen und die nachträgliche Durchmusterung der Serien mit den stärksten Vergrösserungen, nahmen so viel Zeit in Anspruch, dass mir die vollständige Ausführung meines ursprünglichen Planes unmöglich wurde, wollte ich die Publikation nicht auf unbestimmte Zeit hinausschieben. Die dadurch entstandenen Lücken in meiner Arbeit sind mir gar wohl bekannt, doch hoffe ich durch diesen Hinweis eine Entschuldigung für sie gefunden zu haben.

Und nun wende ich mich den Arbeiten Kohns zu, die einen Wendepunkt in der Entwicklung der Ansichten über das sog. „Mark der Nebennieren" bedeuten. Es ist am besten, ich lasse ihn für sich selbst sprechen. „Die Paraganglien" (9) Seite 263—265: „Die Stellung der Marksubstanz der Nebenniere war in Dunkel gehüllt. Seit Henle (32) wusste man,

dass sich ihre Zellen in Chromatlösungen braun färben. Über ihre Entwicklung gingen die Meinungen auseinander, über ihr eigentliches Wesen war nichts Zuverlässiges zu ermitteln.

Es gelang auch mir nicht, die Zellen der Marksubstanz auf eine der bekannten Zellarten zurückzuführen. Da half ich mir in der Weise, dass ich für sie einen neuen Typus begründete, die chromaffine Zelle. Ich habe aber den neuen Namen nicht gewählt, um damit bloss die bekannte Chromreaktion mehr hervorzuheben, sondern hauptsächlich darum, um diese Zelle durch eine besondere Bezeichnung von den anderen Zellformen zu unterscheiden, um sie als eine neue Zellart den bekannten Zelltypen gegenüberzustellen. Ausser der Epithelzelle, der Bindesubstanzzelle, der Muskel-, der Nervenzelle usw. haben wir noch besonders zu unterscheiden die chromaffine Zelle.

Ihre fundamentalen Verschiedenheiten von allen bekannten Zellarten und ihre spezifischen Besonderheiten rechtfertigen die Forderung, ihr eine Sonderstellung einzuräumen. Ihre Eigenart ist ausgeprägt in ihrer besonderen Abkunft, ihrem morphologischen Habitus, ihrer Anordnung, ihren Reaktionen und Lagebeziehungen und in dem besonderen Charakter des Gewebes und der Organe, deren Bauelement sie ist.

Die chromaffinen Zellen stammen von Elementen des Nervensystems ab, aus den embryonalen Anlagen der sympathischen Ganglien. Sie sind also eigentlich nahe Verwandte der sympathischen Ganglienzellen, von denen sie sich aber in ihrem weiteren Entwicklungsgange sehr unterscheiden. Es enthalten demnach jene Zellkomplexe, die man ungenau als die Anlagen der sympathischen Ganglien bezeichnet, neben den Keimen für die sympathischen Ganglien auch noch jene für die chromaffinen Körper, die ich Paraganglien nannte.

Diese ursprüngliche Verwandtschaft hinterlässt deutliche Spuren. Die chromaffinen Zellen und Organe bewahren nahe Beziehungen zum sympathischen Nervensystem."

Seite 265. (9): „Da die chromaffinen Gewebskomplexe ganglienartige Körper bilden, da ihre Elemente aus Ganglienanlagen entstehen, da sie an das sympathische Nervensystem gebunden erscheinen und doch keine echten Ganglien sind, habe ich sie auch „Paraganglien" genannt. Man kann also Paraganglia intercarotica, suprarenalia, aortica abdom. etc. unter-

scheiden.“ Weiter unten Seite 265: „Auf diesem Wege war ich dahin gelangt, eine neue Zellart — die chromaffine Zelle, eine neue Gewebsform — das chromaffine Gewebe, einen neuen Organtypus — die chromaffinen Organe oder Paraganglien — aufzustellen.“

Kohn erbrachte nun in seiner Arbeit „Die Paraganglien“ (9) für die Säugetiere den noch von keiner Seite gelieferten Beweis, dass nicht bloss die Zellen der sog. „Marksubstanz der „Nebenniere“, sondern alle chromaffinen Zellen, wo immer sie sich auch finden mögen, ausnahmslos aus embryonalen Anlagen der sympathischen Ganglien entstehen. Infolgedessen kann fortan kein Zweifel mehr an der Gleichwertigkeit aller chromaffinen Zellanhäufungen bestehen. Waren auch durch diese Ergebnisse die chromaffinen Zellen ihrer bisher angenommenen genetischen Zugehörigkeit zur „Rinde“ der „Nebenniere“ (eigentliche Nebenniere nach Kohn) vollkommen entkleidet, so ergab sich nun die nicht minder schwierige Frage nach ihrer Stellung unter den bereits bekannten Gewebstypen.

Kohn (9) sagt auf Seite 349: „Wo soll also das chromaffine Gewebe eingereiht werden? Seiner Herkunft nach steht es dem nervösen Gewebe nahe; sein definitiver Bau ist aber ein vorwiegend zelliger. Es ist kein nervöses Gewebe im gewöhnlichen Sinne, da seine Zellen keine Nervenfortsätze besitzen und auch nicht einmal ausschliesslich in echten nervösen Organen vorkommen; es ist auch kein epitheliales Gewebe, weil es nicht von einem Epithel, sondern aus hochdifferenziertem, sympathischem Gewebe abstammt und weder in seiner Anordnung noch in seinem feineren Bau dem Epithelcharakter entspricht. Es ist ein Gewebe sui generis, das unter keinen der bekannten Gewebstypen eingereiht werden kann; es repräsentiert selbst einen neuen Gewebstypus.“

Durch diese Auffassung stellt sich aber Kohn in Gegensatz zu den meisten der neuesten Autoren. Er sagt auf Seite 346 (9): „Sehr schroff stehen die Meinungen betreffs des morphologischen Charakters der Paraganglien einander gegenüber.

Ich hatte von allem Anfange an die Meinung vertreten, dass die chromaffinen Körper Organe eigener Art seien, Derivate der embryonalen sympathischen Ganglienanlagen, die aber bei voller Entwicklung sowohl von den Ganglien, als

auch von allen anderen Organen durchaus unterschieden werden müssen. Man dürfe sie auch nicht den epithelialen Organen oder gar den Drüsen zurechnen, wenn ihnen auch ihr zelliger Bau eine gewisse oberflächliche Ähnlichkeit mit Epithelgebilden verleiht.

Diese Auffassung wird nur von wenigen Autoren geteilt; fast alle bezeichnen das Gewebe der chromaffinen Organe als ein epitheliales oder drüsiges, oder schreiben ihm — ohne weitere Berücksichtigung der besonderen Bauart — auf Grund physiologischer Experimente eine innere Sekretion zu."

Die sichere Entscheidung dieser strittigen Frage ist bis heute nicht gefallen. Für beiderlei Ansichten lassen sich eine Menge von Befunden als Stütze anführen. Überblicke ich meine eigenen Beobachtungen in der Absicht, sie in diesem oder jenem Sinne zu verwerten, so muss ich offen eingestehen, dass sie es mir nicht gestatten, einen ganz bestimmten Standpunkt einzunehmen. Ich kann es aber nicht leugnen, dass mir die histologischen und cytologischen Eigenschaften des chromaffinen Gewebes beim Vogel weit mehr für als gegen eine sekretorische Tätigkeit der chromaffinen Zellen sprechen. In erster Linie wäre hier auf ihre auffallende Verbindung mit dem Gefässsysteme hinzuweisen. Die innige und gesetzmässige Lagebeziehung des chromaffinen Gewebes zum sympathischen Nervensysteme erweckte ja auch in Kohn den Gedanken einer genetischen Zusammengehörigkeit beider. Meiner Meinung nach muss die mindestens ebenso gesetzmässige und innige Verbindung der chromaffinen Zellen mit den Blutgefässen zum Nachdenken anregen. — Ihr regelmässiges Vorkommen innerhalb der verschiedensten Paraganglien, mögen diese nun mit dem sympathischen Nervensysteme verbunden sein oder nicht, böte an und für sich noch nicht so viel Charakteristisches, um daraus allein schon eine sekretorische Tätigkeit der chromaffinen Zellen zu erschliessen. Es ist vielmehr der unverhältnismässig grosse Gehalt an Kapillaren und Venen und die Lagebeziehung der einzelnen chromaffinen Zellen zu diesen, die hier bestimmend wirken können. Die Kapillaren und Venen bilden ganz besonders schön im Paraganglion caroticum bei der Krähe ein dichtes Netz zwischen den chromaffinen Zellen, so dass nur kleine Gruppen

von ihnen überall von den Blutgefässen umgeben sind. Studiert man die Lage der chromaffinen Zellen der verschiedensten Paraganglien genauer, so sieht man, wie die einzelnen Zellen entweder dem dünnen Gefässendothel unmittelbar anliegen, oder wie sich nur einige dünne bindegewebige Fäserchen zwischen beide einschieben. Ich muss aber hier ausdrücklich hervorheben, dass durchaus nicht alle chromaffinen Zellen den Gefässen auf diese Weise unmittelbar anliegen. Sie bilden vielmehr in den verschiedensten Paraganglien häufig kleinere und grössere Zellgruppen, bei denen die Gefässe bloss in ihrer Peripherie verlaufen.

Wenn ich mich nun frage, ob diese Anordnung der chromaffinen Zellen sich mit einer sekretorischen Tätigkeit der letzteren vereinigen lässt, so muss ich folgendes sagen: Alle jene Zellen, die dem Gefässendothel direkt aufliegen, könnten ihr Sekret nach Art einer Drüse mit innerer Sekretion leicht in das Gefässlumen abgeben. Tatsächlich findet man im Innern vieler Venen des Paraganglion suprarenale Granula, die infolge ihres morphologischen Aussehens jenen der chromaffinen Zellen auffallend ähnlich sind. Ich komme später nochmals auf diese Tatsache zu sprechen Bei allen jenen chromaffinen Zellen, welche weiter von den Blutgefässen entfernt liegen, muss erst der einwandfreie Beweis erbracht werden, auf welchem Wege ein eventuell gebildetes Sekret in die Blutbahn gelangen könnte. Es ist mir nach der Methode von Heidenhain nicht mit Sicherheit gelungen, typische interzelluläre Sekretkapillaren zwischen den chromaffinen Zellen nachzuweisen. Dafür ist hier das ganze bindegewebige Stützgerüste von einem weitverzweigten und bis zwischen die einzelnen chromaffinen Zellen sich erstreckenden Systeme von Lücken und Spalten durchzogen, von dem ich annehme, dass es der Abfuhr eines spezifischen Zellsekretes dient. Dieser histologische Befund wird bei Beschreibung des Paraganglion suprarenale genau geschildert werden.

Weit mehr noch als der auffallende Gefässreichtum der verschiedenen Paraganglien spricht folgende Tatsache für eine sekretorische Tätigkeit der chromaffinen Zellen. Es ist ja bekannt, dass innerhalb des sympathischen Nervensystemes ganz vereinzelte chromaffine Zellen vorkommen. Die grösste Mehrzahl von ihnen war nun ebenfalls Kapillaren unmittelbar angeschlossen.

Besonders schön konnte man häufig die quergetroffene Kapillare von dem hüllenlosen Plasmaleib der einzelnen chromaffinen Zellen halbmondförmig umgeben sehen. Ich gebe gerne zu, dass eine gewisse Anzahl dieser isolierten chromaffinen Zellen mitten unter den Ganglienzellen oder Nervenfasern liegt, ohne dass der Nachweis von Kapillaren in ihrer Nähe gelingt. Bedenkt man aber, dass die Kapillaren oft so dünn sind, dass gerade nur ein einziges rotes Blutkörperchen in ihnen Platz hat, so werden sich viele von den ersteren, besonders wenn sie quergetroffen und noch dazu kollabiert sind, gewiss der Beobachtung entziehen. Trotzdem gibt es unter diesen vereinzelten chromaffinen Zellen solche, die z. B. Ganglienzellen unmittelbar anliegen und bei denen man doch den Eindruck erhält, dass sie nicht mit Kapillaren in Verbindung stehen.

Ganz abgesehen von der gesetzmässigen Verknüpfung der chromaffinen Zellen mit dem Blutgefäss-System, die auch darin noch ihren Ausdruck findet, dass die Wand der verschiedensten abdominalen Arterien und Venen von zahlreichen Paraganglien durchsetzt sein kann, sprechen mir für eine sekretorische Tätigkeit der chromaffinen Zellen die weitgehenden Differenzen in der Grösse und Struktur ihrer Kerne, ferner die auffallenden Schwankungen in der Färbbarkeit des Plasmas der verschiedenen Zellen mit den diversen Kern- und Plasmafarbstoffen, die häufig auftretende Vakuolisierung der Zellen, die oft zu ihrer fast vollständigen Unkenntlichkeit führen kann und endlich die Bereitung ganz spezifischer Granula im Plasma (Huhn, Taube). Alle diese Struktureigentümlichkeiten werden später genau besprochen werden.

Wenn ich nun zum Schlusse meiner eigenen Überzeugung Ausdruck gebe, so muss ich sagen: Ich fühle mich mit Kohn und den meisten anderen Autoren eines Sinnes in der Auffassung der chromaffinen Zellen als eines von den „Rindenzellen grundverschiedenen Zelltypus“ (Kohn). Überblicke ich aber die Summe der von den verschiedenen Autoren angegebenen morphologischen Kennzeichen der chromaffinen Zellen im Zusammenhange mit den von mir beim Vogel beobachteten histologischen und cytologischen Details, dann kann ich mich, trotz der von Kohn (9), Seite 345—349 gegen eine solche Auffassung vorgebrachten schwerwiegenden Einwände, der Überzeugung nicht

entziehen, dass es sich bei den chromaffinen Zellen doch um sekretorisch tätige Zellen handeln muss.

Das letzte und entscheidende Wort werden hier wohl die physiologischen Experimente zu sprechen haben. Kohn selbst schenkt den bisher erzielten experimentellen Erfolgen seine grösste Beachtung, nur verlangt er, bevor aus ihnen bindende Schlüsse gezogen werden, noch eine einwandfreie Wiederholung dieser Versuche. Das chromaffine Gewebe ist eben ein Gewebe „sui generis", das eine eigenartige Stellung unter allen anderen bekannten Geweben einnimmt und daher auch in funktioneller Beziehung seine ganz besonderen Eigenheiten besitzen wird, die nicht von dem gewöhnlichen Standpunkte aus beurteilt werden dürfen.

Den gesamten Stoff teile ich nun in drei grössere Abschnitte ein. Auf diese Weise werden das Paraganglion suprarenale, das Paraganglion caroticum und endlich alle übrigen Paraganglien der Reihe nach besprochen werden.

2. Material.

Das gesamte von mir untersuchte Material war folgendes:

I. Paraganglion caroticum.

A. Von beiden Halsseiten.

a) 2 Zeisige ♂ (Fringillus spinus L.),
b) 2 Gimpel ♀ (Pyrrhula europaea),
c) 1 Kreuzschnabel ♀ (Loxia curvirostra),
d) 1 Würger ♀ (Lanius collurio),
e) 1 alte Krähe ♂ (Corvus frugilegus),
f) 1 junge Nestkrähe (Corvus frugilegus),
g) 1 Käuzchen ♂ (Athene noctua),
h) 1 junge Nestdrossel (Turdus musicus),
i) 1 zwei Monate alte Drossel ♀ (Turdus musicus),
k) 1 alter Hahn (Gallus domesticus) ♂,
l) 2 alte Hennen (Gallus domesticus) ♀.

B. Von nur einer Halsseite.

a) 1 erwachsene Henne (Gallus domesticus) ♀,
b) 1 alte Taube ♀ — links — (Columba l. domestica),
c) 1 alte Krähe ♂ — links — (Corvus frugilegus),
d) 2 alte Kreuzschnäbel ♂ — links — (Loxia curvirostra),

e) 1 alter Fink ♂ — rechts — (Fringilla coelebs),
f) 1 junge Wasseramsel — rechts — (Cinclus aquaticus Brehm).

II. Paraganglion suprarenale.

A. Von beiden Seiten.

a) 3 junge, noch blinde Nestkrähen (Corvus frugilegus),
b) 1 junger Hahn ♂ (Gallus domesticus),
c) 1 alte Taube ♀ (Columba l. domestica),
d) 1 Käuzchen ♂ (Athene noctua),
e) 2 junge Nestdrosseln (Turdus musicus),
f) 1 zwei Monate alte Drossel ♀ (Turdus musicus),
g) 1 alter Kreuzschnabel (Loxia curvirostra),
h) 1 alter Würger ♀ (Lanius collurio),
i) 1 alter Zeisig (Fringillus spinus L.),
k) 1 alter Fink (Fringilla coelebs) ♂,
l) 2 alte Amseln (Turdus merula L.).

B. Von nur einer Seite.

1 junge und 5 alte Hennen (Gallus domesticus) ♀.

III. Grenzstränge.

A. Diverse Ganglien des Halssympathicus.

a) Ganglion cervic. suprem.
2 Nestdrosseln (Turdus musicus),
1 Nestkrähe (Corvus frugilegus),
1 alter Würger ♀ (Lanius collurio).

b) 6 Ganglien des innerhalb der Querfortsätze der Halswirbelsäule gelegenen Grenzstranges.
1 alte Krähe (Corvus frugilegus).

B. Diverse Brust-Grenzstrangganglien.

a) 1 blinde Nestkrähe (Corvus frugilegus),
b) 1 eben flügge Krähe (Corvus frugilegus),
c) 2 alte Krähen (Corvus frugilegus),
d) 1 alter Fink ♂ (Fringilla coelebs),
e) 5 junge Nestdrosseln (Turdus musicus),
f) 1 alte Taube (Columba l. domestica),
g) 1 alte Henne (Gallus domesticus).

C. Diverse Bauch-Grenzstrangganglien.

a) 4 junge, noch blinde Nestkrähen (Corvus frugilegus),
b) 1 junge Nestdrossel (Turdus musicus),

c) 2 junge Nestamseln (Turdus merula L.),
d) 1 alter Würger ♀ (Lanius collurio),
e) 1 alte Schwalbe (Hirudo rustica, domestica).

3. Methoden.

I. Fixierung, Härtung, Einbettung.

Die Erzielung einer deutlichen Gelbfärbung der chromaffinen Zellen ist zum Studium ihrer Verbreitung im Körper durchaus notwendig. Aus diesem Grunde wurden die meisten Präparate in Chromatlösungen fixiert. Folgende Fixierungsflüssigkeiten kamen zur Anwendung:

1. Reine Müllersche Flüssigkeit.
2. Reines 3 % Kaliumbichromat.
3. Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1 (Formalin conc. 40 %).
4. 3 % Kaliumbichromat 9 : Formol 1.
5. Müllersche Flüssigkeit 100 : Eisessig 5 ccm.
6. 3 % Kaliumbichromat 100 : Eisessig 5 ccm.

Die Fixationsdauer betrug bei Nr. 1—6 stets 3—10 Tage.

7. Zenkersche Lösung. Dauer 3—7 Tage.
8. Konzentrierte Sublimat-Kochsalzlösung. Dauer 6—24 Stunden.
9. Carnoysches Gemisch (6 Alkohol absolutus [99,8 %] — 3 Chloroform — 1 Acid. acetic. pur. conc.). Dauer 4—5 Std.
10. Alkohol absolutus (99,8 %, Gewichtsprozent).
11. Flemmingsche Lösung.

Die besten Resultate, mit denen sich alle anderen nicht messen können, erzielte ich stets mit der Müller-Formollösung; Kaliumbichromat-Formol gab fast genau so gute Bilder. Erst in zweiter Reihe sind dann zu nennen: Müller- oder Kaliumbichromat-Eisessig, Zenker, Sublimat-Kochsalz und schliesslich Carnoy und Flemming. Reine Müllersche Flüssigkeit konserviert die chromaffinen Zellen auch nicht schlecht, reines Kaliumbichromat 3 % macht dagegen schon merkliche Schrumpfungen.

Ganz abgesehen davon, dass die Zellformen in Müller-Formol am besten erhalten werden, stelle ich dieses Fixierungsgemisch auch darum an die Spitze aller anderen, weil erstens ein längeres Verweilen der Präparate in ihm diesen nicht schadet und zweitens sämtliche Nachfärbungen am besten gelingen. Kaliumbichromat-Formol verhält sich diesbezüglich ähnlich. Die

Fixation mit Sublimat-Kochsalz oder Alkohol absolutus vereitelte oft vollständig die Bindegewebsfärbungen. Ein Nachteil aller Essigsäure enthaltenden Mischungen war die dabei auftretende, vollkommene oder fast vollständige Farblosigkeit der chromaffinen Zellen. Diese Eigenschaft teilen also die chromaffinen Zellen des Vogels mit jenen der Säugetiere. Zum Studium feiner Plasmastrukturen innerhalb der chromaffinen Zellen erwiesen sich auch diese Flüssigkeiten manchmal als vorteilhaft.

Sämtliche Präparate befanden sich, von ihrer Herausnahme aus dem Tierkörper angefangen, während der ganzen Nachbehandlung bis zum Einlegen in das Paraffin stets in einem vollkommen finsteren Kasten. Um sie in den obersten Schichten der verschiedenen Medien schwebend zu erhalten, verwendete ich mit grösstem Vorteile die Fairchildschen Porzellanzylinder. Diese sind in fünffacher Grösse bei der Firma Leitz in Berlin erhältlich.

Aus den Fixierungsflüssigkeiten kamen die Präparate in steigenden Alkohol 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 96 %, dann in Alkohol absolutus 99.8 %, der mindestens dreimal gewechselt wurde, Alkohol-Xylol, Xylol, Xylol-Paraffin, reines Paraffin. Sämtliche Präparate wurden in Paraffin eingebettet und für gewöhnlich in Serienschnitte von 10 oder 5 μ zerlegt. Seltener wurden dünnere (3 μ) oder dickere (15—20 μ) Schnitte angefertigt; letztere hauptsächlich aus dem Grunde, um sich über den weiteren Verlauf von bindegewebigen und elastischen Fasern zu orientieren. Da ich zum Einbetten stets eine Mischung von drei Teilen Paraffin 58° C und einem Teil Paraffin 52° C verwendete, gelangen mir selbst im Sommer die 3 μ dicken Schnitte fast immer ohne weiteres. Selten nur bediente ich mich zu letzterem Zwecke der von C. Rabl[1]) oder Mark[2]) angegebenen Methoden. Die Schnitte wurden entweder mit reinem destillierten Wasser, 30 % Alkohol, oder aber nach Mayer mit Eiweiss-Glyzerin aufgeklebt und in Canadabalsam, Xylol-Damarlack oder Terpentin-Colophonium (Grübler) eingeschlossen.

II. Färbung.

Zum Durchfärben der ganzen Stücke verwendete ich entweder Cochenille-Alaun in der von C. Rabl angegebenen Zusammensetzung oder Hämalaun (Mayer) in der Verdünnung 3

[1]) C. Rabl, Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, 11. Band, 1894, p. 170.
[2]) Mark, Amer. Natural., Vol. 19, 1885, p. 628.

oder 2 : 1 Aqua destillata, ferner Parakarmin (Mayer). Letzteres färbte aber nach den Fixierungen mit Chromatlösungen viel zu schwach und wurde daher auch nicht oft verwendet.

Behufs Nachfärbung einzelner Schnitte wurden zur allgemeinen Orientierung Doppelfärbungen mit Hämatoxylin (Delafield) - Eosin oder Hämatoxylin - Pikrinsäure in Anwendung gebracht. Zu ganz speziellen Färbungen des Paraganglion caroticum und suprarenale dienten folgende Methoden:

A. Färbungen des Plasmas der chromaffinen Zellen.

α) Kernfarbstoffe.

Hämatoxylin (Delafield), Bismarckbraun, Methylgrün, Thionin, Neutralrot (schwach rötliche Lösung in 0,75 % Kochsalzlösung: Färbungsdauer ein- bis zweimal 24 Stunden). Cochenille, Saffranin, Hämatoxylin-Eisenalaun nach M. Heidenhain. Betreffs der Färbung mit Saffranin will ich nur bemerken, dass ich mit der von Stöhr[1]) angegebenen Mischung und einer Färbungsdauer von fünf Minuten bis eine Stunde keine Färbung des Plasmas erhielt, dagegen um so schönere Resultate mit der von Pfitzner[2]) angegebenen Lösung und einer Färbungsdauer von 24 Stunden. Es handelte sich dabei stets um dieselben Schnitte.

β) Plasmafarbstoffe.

Bleu de Lyon (ganz schwachblaue Lösung — Dauer ein- bis zweimal 24 Stunden). Pikrinsäure, Orange G, Eosin (1% Stammlösung — die Verdünnung wurde stets ausprobiert), Säurefuchsin 1:500 Aqua destillata, Säurefuchsin-Pikrinsäure (siehe Bindegewebsfärbungen), Ehrlich - Biondi - Heidenhain, Triacid (Mayer).[3])

Das Biondi-Ehrlich-R. Heidenhainsche Gemisch bezog ich von Grübler in fester Form und löste es genau nach der Vorschrift auf. Die Resultate waren recht brauchbar. Das Orange der Blutkörperchen und das Methylgrün der Kerne kamen neben dem Fuchsin, das allerdings etwas stark hervortrat, dennoch gut zur Geltung. Weniger gute Erfahrungen machte ich mit dem Triacid-Mayer. Hier wurde die gewünschte Farben-

---

[1]) Lehrbuch der Histologie, 11. Auflage.

[2]) Böhm und Oppel, Taschenbuch, 4. Auflage, Seite 62.

[3]) Grundzüge der mikroskopischen Technik, 2. Auflage, Seite 212.

differenzierung infolge einer Überfärbung seitens des Säurefuchsins unmöglich.

B. Spezifische Bindegewebsfärbungen.

1. Hansen. — Anatom. Anzeiger, 15. Bd., Seite 151—153.
2. Schaffer. — Böhm u. Oppel, Taschenb., 4. Aufl., § 323.
3. Freeborn. — Böhm und Oppel, Taschenbuch, 4. Auflage, § 323.
4. Mallory. — Stöhr, Lehrbuch der Histologie, 8. Auflage, Seite 8 und 24.
5. Unna.
   a) Polychrom. Methylenblau - neutr. Orceïn. Seite 693.
   b) Orceïn - polychr. Methylenblau-Glyzerinäther. S. 694.
   c) Polychrom. Methylenblau-Säurefuchsin-Tannin. S. 690.
   d) Säurefuchsin-Pikrinsäure (Modifikation der v. Giesonschen Methode). Seite 692.
   e) Säurefuchsin-Orange. Seite 694.
   f) Wasserblau-Orceïn. Seite 695.

      a–f Encyklopädie der mikroskopischen Technik.

   g) Karbolfuchsin - Tannin - Wasserblau. (Methode für basophiles Kollagen.) — (Joseph und Löwenbach. — Dermatohistologische Technik, 3. Aufl., S. 72.)
6. Holmgren.
   a) Toluidinblau-Erythrosin. — Anat. Anz., 16. Bd., S. 389.
   b) Thiazinrot R-Toluidinblau. „ „ 21. „ „ 478.

Von allen diesen Methoden eigneten sich für die Vögel nur die von Hansen, Schaffer, Unna (d), Freeborn und Mallory. Ich werde darauf bei Besprechung der Verteilung des Bindegewebes im Paraganglion caroticum und Paraganglion suprarenale noch genauer zurückkommen. Bei allen diesen Methoden habe ich mich stets peinlichst an die von den Autoren angegebenen Vorschriften gehalten und nur im Falle des Misslingens einer Färbung diese verschiedentlich variiert.

C. Elastische Fasern.

1. Weigerts Resorzin-Fuchsin (von Grübler in Lösung bezogen). Färbungsdauer 1—2—24 Stunden.
2. Unnas Orceïn.

Orceïn für elast. Fasern	0,3 gr.
Alkohol 70%	100,0 „
Acid. hydrochlor. pur.	3,0 „

Färbedauer 24 Stunden. Mit beiden Methoden erzielte ich in Sublimat-Kochsalz und in Müller-Formol fixierten Präparaten stets nur beste Resultate.

D. Methylenblaufärbungen.

1. Injektion von $^1/_2$% Methylenblau rectif. Ehrlich in die Carotis communis. Blosslegen der Halsorgane und 1—24 Stunden im Körper liegen gelassen.
2. Pikrinsaures Ammonium $^1/_4$—2—24 Stunden.

Oder aber ich nahm die Halsgefässe samt den Epithelkörpern und der Thyreoidea heraus, befeuchtete sie fortwährend neu durch $^1/_2$—1 Std. mit einer $^1/_{10}$% Methylenblaulösung, die im Thermostat auf 35° C. erwärmt wurde, und stellte auch die Präparate während der ganzen Dauer des Versuches in den Wärmekasten Im Anschlusse an die Nachbehandlung mit pikrinsaurem Ammonium konnte man unter dem Mikroskope schöne Nervenfärbungen wahrnehmen. Ihre Verteilung im Innern des Paraganglion caroticum war aber auf diese Weise nicht zu verfolgen. Hier konnten nur Schnittpräparate Aufklärung bringen. Ich machte nun oft den Versuch, die Objekte in Paraffin einzubetten, doch stets mit vollkommen negativem Erfolge. Bis auf wenige Fäserchen hatten sich alle Nerven vollkommen entfärbt. Ich befolgte dabei genauestens die von Bethe[1]) angegebenen Vorschriften. Die Nachbehandlung der Präparate erfolgte mit Ammoniummolybdat 1 gr : 10 Aq. dest. : $^1/_2$% Osmiumsäure 10 : Salzsäure 1 Tropfen. Zur Vorsicht wurden die Glasgefässe ausserdem stets ganz in Eis vergraben.

III. Verdauungsversuche.

Hierzu kamen in Verwendung:

a) Pankreatinglyzerin.
b) Pepsinglyzerin.

Beide Lösungen waren von Grübler frisch bezogen worden und wurden genau nach Vorschrift mit 0,3% Soda- oder 0,3% Salzsäurelösung verdünnt. Die Paraganglia suprarenalia, von denen die Schnitte stammten, waren entweder in Alkohol absolutus (99,8%), 0,03% reiner Chromsäurelösung, Sublimat-Kochsalz oder in Müller-Formol fixiert gewesen. Die mit Eiweissglyzerin oder Wasser aufgeklebten Schnitte wurden in Benzin zweimal

[1]) Anatomischer Anzeiger, XII, 1896, Seite 438.

24 Stunden im Thermostat bei einer Temperatur von 40° C. entfettet und dann erst in die Verdauungsflüssigkeiten — Thermostat 37—40° C., — für ein- oder zweimal 24, seltener dreimal 24 Stunden eingelegt. Die Nachfärbungen der Schnitte erfolgten entweder mit dem Hämatoxylin-Eisenalaun nach Heidenhain oder nach Höhl.[1]) Ausserdem kamen noch die meisten übrigen spezifischen Bindegewebsfärbungen zur Anwendung.

4. Besprechung der einschlägigen Literatur.

Die Literatur über das chromaffine Gewebe der Vögel scheidet sich naturgemäss in zwei Gruppen, je nachdem die betreffenden Autoren bloss seine Entwicklung oder aber seine Histologie zum Gegenstande ihrer Untersuchungen gemacht haben. Dem lebhaften Interesse an der Entwicklung der sog. „Marksubstanz" der Nebenniere ist es zu danken, dass wir über diese Frage durch eine ganze Reihe von Arbeiten heute in zuverlässiger Weise orientiert sind. Nach den Angaben von H. Rabl (20), Fusari (cit. nach Kohn [10]), Swale Vincent (24), insbesondere aber durch die schöne Arbeit Souliés (22), kann im Gegensatze zu der Ansicht von Janošik, Mihalcovics, Valenti (cit. nach Kohn [10]) und in neuester Zeit von R. Minervini (19), kein Zweifel mehr an dem Ursprung der sog. „Marksubstanz" — des eigentlichen Paraganglion suprarenale — aus embryonalen sympathischen Ganglien-Anlagen bestehen. Minervinis Ansicht steht in einem gar zu schroffen Gegensatze zu den überzeugenden Untersuchungen Souliés (22), als dass ich sie hier nicht wörtlich anführen sollte: Minervini (19) sagt auf Seite 644: „Je m'associe à cette dernière façon de voir, étant convaincu que les cellules médullaires sont de la même nature épithéliale que celles de la corticale." Weiter auf Seite 645: „Si je pouvais formuler une hypothèse fondée exclusivement sur les caractères morphologiques, je dirais que les cellules médullaires me paraissent représenter un état moins avancé en évolution que les corticales, et leur plus grande affinité pour les substances oxydantes ne me semble pas une preuve suffisante de différenciation plus grande.

D'autre part, comme on l'a vu, les cellules qui constituent tout l'organe surrénal durant la vie embryonnaire ressemblent

[2]) Böhm und Oppel, Taschenbuch, 4. Auflage, Seite 105.

bien plus aux cellules de la substance médullaire qu'à celles de la corticale de l'adulte."

Es muss nun in Zukunft, gerade so wie es durch Kohn für die Säugetiere geschah, auch für die Vögel der Beweis erbracht werden, dass nicht bloss das Paraganglion suprarenale, sondern dass sämtliches chromaffines Gewebe, wo immer es sich auch im Körper findet, aus embryonalen sympathischen Ganglienanlagen sich entwickelt. Durch diese entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen würde auch bei den Vögeln die Gleichwertigkeit aller Paraganglien ausser Zweifel gesetzt, eine gewebliche Identität, welche man meiner Meinung nach schon bei der ausschliesslichen histologischen Untersuchung mit Sicherheit erschliessen kann. Ich zweifle auch keinen Moment an dem positiven Ausfalle diesbezüglicher entwicklungsgeschichtlicher Beobachtungen.

Die histologische Beschreibung des chromaffinen Gewebes der Vögel dagegen erfreute sich bis in die Neuzeit nur geringer Beachtung. Mit Ausnahme von Eberth (2), v. Brunn (1) und H. Rabl (20), der in seiner vorwiegend entwicklungsgeschichtlich gehaltenen Arbeit etwas näher auf die histologischen Verhältnisse eingeht und in neuester Zeit Swale Vincent (24) und R. Minervini (19), wüsste ich keinen anderen Forscher zu nennen, der sich diesem Gegenstand zugewendet hätte. Wie ich schon eingangs erwähnte, will ich diese Lücke in der Reihe der Untersuchungen durch eine eigene ausführlichere Arbeit auszufüllen versuchen. Ich habe bereits in zwei vorläufigen Mitteilungen über die wichtigsten dabei erzielten Ergebnisse berichtet (Kose [12, 13]).

Hat das chromaffine Gewebe des Paraganglion suprarenale (Marksubstanz) nur eine so geringe Anzahl von Bearbeitern gefunden, so steht es um alle anderen von ihm getrennt vorkommenden Paraganglien noch viel schlechter. Diese haben überhaupt von keiner Seite eine Berücksichtigung erfahren. Nur das Paraganglion caroticum (Carotisdrüse) wird zweimal in der Literatur erwähnt. Schaper (21) suchte erfolglos nach einer sog. „Carotisdrüse" und sagt: „Bei den Vögeln fehlt sie (die Carotisdrüse) bereits, wenigstens trifft man in der Umgebung der Carotisbifurkation kein homologes Organ, wie mir meine vergeblichen Nachforschungen bei der Gans und bei alten Hühnerembryonen erwiesen haben." Diese Beobachtung Schapers ist völlig richtig, da tatsächlich an dieser Stelle das Paraganglion

caroticum bei keinem Vogel liegt. Dieses findet sich vielmehr kaudalwärts gerückt, in der Nähe der Kiemenspaltenderivate. Verdun (23) war in dieser Beziehung glücklicher. Es gelang ihm der Nachweis einer „Carotisdrüse“ an der eben erwähnten Stelle. Er behauptet: „Vers le neuvième jour (chez l'embryon du poulet) la tunique externe de la carotide s'épaissit vis-à-vis des glandules branchiales et fournit un organ qui répond par sa structure histologique à la glande carotidienne. Celle-ci peut affecter avec les divers dérivés branchiaux et le corps postbranchial, des connexions assez intimes pour qu'on ne puisse l'en distinguer qu'à l'aide d'un examen très attentif.“ Verdun beschränkt sich aber ausschliesslich auf diese blossen Angaben eines Vorkommens der Carotisdrüse und gibt keine histologische Beschreibung. Er erwähnt bezüglich der Carotisdrüse nur ganz kurz, dass sie den gewöhnlichen Aufbau besitze. So kommt es, dass man im unklaren darüber bleibt, was für ein Organ Verdun eigentlich vor sich gehabt hat. Es macht allerdings den Eindruck, dass Verdun wirklich die „Carotisdrüse“ (Paraganglion caroticum) entdeckt hat; darum waren hier Nachuntersuchungen dringend geboten.

Dies war der Stand der Forschungen als ich zur Untersuchung des chromaffinen Gewebes der Vögel schritt. Die Arbeiten der einzelnen Forscher werden im Texte näher berücksichtigt werden.

5. Das Paraganglion suprarenale und die Nebenniere.

A. Histologie des Paraganglion suprarenale.

Unter der „Nebenniere“ versteht man für gewöhnlich das aus der sogenannten „Rinde“ und dem sogenannten „Marke“ zusammengesetzte Gesamtorgan. Wie wir aber durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen für Reptilien (Braun) zit. nach Kohn [10], Vögel Soulié [22] und Säugetiere (Kölliker, Inaba, Mitsukuri, Fusari, Wiesel, zit. nach Kohn [10] und Kohn selbst [9]) wissen, entsteht das „Mark“ bei diesen Tiergattungen völlig getrennt von der „Rinde“ innerhalb der Anlagen des sympathischen Nervensystemes und verbindet sich erst später mit der „Rinde“; diese geht ihrerseits aus dem Cölomepithel hervor. Kohn (9) hat nun durch seine Untersuchungen in überzeugender Weise nachgewiesen, dass das sogenannte „Mark“,

d. h. alle mit der Rinde zu einem Gesamtorgane verbundenen chromaffinen Zellen nur als ein sekundärer Organbestandteil der sogenannten „Nebenniere“ (Rinde + Mark) aufzufassen sind. Er belegt daher auch ihre Gesamtheit mit dem eigenen Namen — Paraganglion suprarenale — und wendet den bisher für das Gesamtorgan üblichen Terminus „Nebenniere“ bloss für die „Rinde“ an.

Durch die Arbeiten Kohns von der Richtigkeit seiner Anschauungen überzeugt, weiter infolge meiner eigenen histologischen Untersuchungen an Vögeln, Säugetieren und dem Menschen, schliesse ich mich seinem Standpunkte vollkommen an und werde daher auch die von ihm vorgeschlagene Nomenklatur in seinem Sinne anwenden. Die Vereinigung der chromaffinen Zellen mit der Nebenniere (Rinde) wird, wie bekannt, im Verlaufe der individuellen Entwicklung eine organische. Es ist daher von diesem Standpunkte aus die frühere Benennung beider Gewebssysteme mit einem einzigen Namen verständlich. Wollte man auch heute noch diesem Sprachgebrauch huldigen, dem a priori eine gewisse Berechtigung nicht abgesprochen werden kann, so müsste man zur Vermeidung von Missverständnissen für das aus dem Paraganglion suprarenale (Mark) und der Nebenniere (Rinde) zusammengesetzte Gesamtorgan eine passendere Bezeichnung als gerade „Nebenniere“ wählen. Dem allen entgeht man am besten, wenn man die von Kohn vorgeschlagene Nomenklatur annimmt.

Da ich zum Gegenstande meiner Arbeit ausschliesslich das chromaffine Gewebe gemacht habe, so werde ich nur wenn es nötig ist, die Nebenniere (Rinde) mitbesprechen. Das vergleichende Studium des Paraganglion suprarenale aller untersuchten Vögel ergab im wesentlichen dieselben Resultate. Zur Beschreibung wähle ich hier das Paraganglion suprarenale einer alten Henne und werde nur im Falle wirklicher Differenzen auf die anderen untersuchten Vögel hinweisen.

Das Paraganglion suprarenale setzt sich in der schon bekannten Weise aus unregelmässig geformten und an verschiedenen Stellen verschieden mächtig entwickelten Zellsträngen und Zellgruppen zusammen, die ein reiches, vielfach miteinander zusammenhängendes Balken- und Astwerk bilden, das nach allen Richtungen hin die Nebenniere durchdringt. (v. Brunn [1],

Seite 625; Eberth [2], Seite 509; H. Rabl [20], Seite 512; Swale Vincent [24]; Minervini [19], Seite 487). Freie Ausläufer der „Markstränge“, wie sie Eberth annimmt, scheinen, wenn auch nicht sehr häufig, tatsächlich vorzukommen. Manche Zellstränge bestehen nur aus ein oder zwei Lagen chromaffiner Zellen und bilden dann gewissermassen schmale Verbindungsbrücken zwischen den grossen Gruppen und Strängen. Die gegenseitige gewebliche Verknüpfung benachbarter Zellgruppen des Paraganglion suprarenale wird öfters nur durch verschieden starke bindegewebige Septa bewerkstelligt, welche während ihres Verlaufes durch die Zellanhäufungen der Nebenniere entweder nur spärliche oder aber gar keine chromaffinen Zellen enthalten. Im Gegensatze zu diesen innerhalb der bindegewebigen Septen der Nebenniere befindlichen chromaffinen Zellen liegen manchmal ganz isolierte chromaffine Zellen mitten unter jenen der Nebenniere. Ebenso finden sich vereinzelte oder zu kleinen Gruppen vereinte Zellen der Nebenniere mitten im Innern der Zellstränge des Paraganglion suprarenale. An der Peripherie der Nebenniere bildet das Paraganglion suprarenale eine nur wenig Zellen enthaltende Schichte, wie dies H. Rabl (20) schon angibt, und Swale Vincent (24) für das Bankivahuhn (Gallus bankiva) hervorhebt. Letzterer Autor erwähnt, dass bei diesem Vogel die periphere Randschichte des Paraganglion suprarenale verschiedene Unterbrechungen besitzt. Diese Beobachtung habe ich bei allen daraufhin untersuchten Vögeln auch gemacht. Durch die verschieden weiten Lücken in dieser peripheren Randschichte reichen nun die Zellstränge der Nebenniere bis an die bindegewebige Kapsel des Gesamtorganes (Nebenniere + Paraganglion) heran. Das chromaffine Gewebe setzt sich an manchen Stellen der Oberfläche des Paraganglion suprarenale in kontinuierlichem Zuge aus dem Innern des letzteren nach aussen fort und dringt in die daselbst gelegenen sympathischen Ganglien und Nerven ein. Schon H. Rabl (20), Seite 518, beobachtete eingestreute chromaffine Zellen zwischen den Ganglienzellen der Kapsel. Swale Vincent (24) beschreibt folgendes: „The medullary masses in the outer portion of the suprarenal body are always more abundant in the neighbourhood of the nerve-ganglia.“

Aber auch in das in der Umgebung des Paraganglion supra-

renale befindliche lockere Bindegewebe lassen sich solche austretende Partien des Paraganglion suprarenale direkt verfolgen. Dort zerfallen sie häufig in eine Anzahl von verschieden grossen Gruppen, die durchaus nicht immer mit dem sympathischen Nervensystem in Verbindung treten.

Das Verhalten des Bindegewebes ist sowohl für die Histologie des Paraganglion suprarenale als auch der Nebenniere so charakteristisch, dass ich mich nun seiner näheren Besprechung zuwende. Da muss ich nun vor allem auf die Schwierigkeiten einer sicheren und deutlichen Bindegewebsfärbung aufmerksam machen. Im ganzen wurden die Paraganglia suprarenalia von acht Hühnern und zwei Tauben mit den im Kapitel „Methoden“ erwähnten Farbstoffen behandelt. Anfänglich hielt ich mich, wie ich nochmals betonen will, stets peinlichst genau an die von den betreffenden Autoren selbst angegebenen Vorschriften, und nur im Falle eines wiederholten Misslingens der einzelnen Färbungen variierte ich sie in der verschiedensten Weise. Ich widmete volle fünf Monate diesen zeitraubenden Untersuchungen. Es wurden dabei mehrere hundert Präparate angefertigt. Ich erwähne dies alles nur aus dem einzigen Grunde, um zu zeigen, dass ich erst nach ausgedehnten Versuchen zu einem abschliessenden Urteile kam.

Zwei Momente tragen gleichzeitig zum Gelingen einer guten Bindegewebsfärbung bei: erstens die Art der Fixierung der Präparate und zweitens die Wahl eines geeigneten Farbstoffes. In höchstem Maße war die Tatsache auffallend, dass in den mit Sublimat-Kochsalz, absolutem Alkohol oder dem Carnoyschen Gemische fixierten Präparaten mit allen Säurefuchsin enthaltenden Farblösungen entweder gar keine oder doch nur eine äusserst mangelhafte Färbung des fibrillären Bindegewebes erzielt werden konnte. Fast regelmässig blieb das gesamte im Innern des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere enthaltene Bindegewebe vollständig farblos, oder aber es färbte sich durch die Pikrinsäure gelb. Nur selten erreichte ich im Innern dieser zwei Organe eine stellenweise mattrote Färbung des Bindegewebes. Leider nahm in diesen Fällen das Plasma der chromaffinen Zellen ebenfalls eine lebhaftere rote Farbe an, so dass dadurch eine differenzierende Säurefuchsinfärbung des Bindegewebes nicht

zustande kam. Das ausserhalb des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere gelegene Bindegewebe zeigte entweder ganz dasselbe Verhalten, oder aber es färbte sich stellenweise in einem mattroten oder rötlich-gelben Tone.

Im Gegensatze zu diesen Methoden ergaben mir, bei denselben Fixierungen, Färbungen mit dem Freebornschen Gemische recht gute Resultate. Besonders in einem mit Alkohol absolutus fixierten Paraganglion suprarenale einer alten Henne färbte sich das Bindegewebe schön blau. Das nach aussen von dem Paraganglion suprarenale vorhandene Bindegewebe wurde aber noch intensiver blau. Das Plasma der chromaffinen Zellen besass nur einen blaugrünlichen schwachen Mischton. Die Faserbündel und stärkeren Fasern konnten infolge ihrer ausgesprochenen Blaufärbung ohne weiteres vom Plasma der chromaffinen Zellen differenziert werden. Die schwachen Fasern dagegen zeigten einen ähnlichen Farbenton wie das Plasma selbst, so dass sie in ihrem weiteren Verlaufe nicht mit Sicherheit zu verfolgen waren.

Schliesslich ergaben mir noch Versuche mit der Unnaschen Methylenblau-Orceïnmethode gute Resultate. Das ausserhalb des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere befindliche Bindegewebe wies eine schöne und lebhafte Orceïnfärbung auf. Auch im Innern der zwei Organe färbten sich die Faserbündel und stärkeren Fasern, wenn auch merklich schwächer, so doch noch intensiv genug. Die feinen Fäserchen dagegen besassen dieselbe Farbe wie das Plasma der chromaffinen Zellen, so dass sie bloss auf Grund dieser Farbe niemals als Bindegewebe hätten angesprochen werden dürfen. Dass es sich dabei trotzdem um ein solches handelte, bewiesen die stellenweise in den Verlauf der Fäserchen eingeschalteten und schön blau gefärbten Bindegewebskerne.

Alle anderen angegebenen Methoden lieferten keine so scharfen und kontrastreichen Bilder, als dass ich sie für die Untersuchungen über die Endausbreitung des Bindegewebes im Innern des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere hätte verwenden können.

Da ich in diesen Präparaten keine charakteristischen Säurefuchsinfärbungen erzielen konnte, so versuchte ich nun alle dieselben Färbungen der Reihe nach an den Paraganglia suprarenalia von sechs verschiedenen Hühnern und zwei Tauben,

die entweder in reiner Müllerscher Flüssigkeit oder in der Mischung Müller 9 : Formol 1 durch 5—7 Tage fixiert worden waren. Aber auch hier fehlte dem fibrillären Bindegewebe, besonders nach Vorbehandlung mit reiner Müllerscher Flüssigkeit, die Affinität zu dem Säurefuchsin mehr oder weniger. Je nachdem blieb also ersteres gerade so wie früher entweder ganz farblos oder es färbte sich nur sehr schwach. Ein Teil des Bindegewebes und ganz besonders das endoneurale Bindegewebe der sympathischen Nerven und und Ganglien wurde durch die Pikrinsäure gelb tingiert. Im Gegensatze dazu färbte sich das Bindegewebe in einem mit Müller-Formol fixierten Paraganglion suprarenale einer einjährigen Henne und eines gleichaltrigen Hahnes, wenigstens zum grossen Teile, bis in seine feinsten Ausläufer mit aller nur wünschenswerten Schärfe und Deutlichkeit. In einem anderen Paraganglion einer erwachsenen Henne, das ebenfalls in der gleichen Weise mit Müller-Formol vorbehandelt worden war, versagten die verschiedenen Säurefuchsinmischungen wieder vollkommen. An dieser Stelle will ich nur erwähnen, dass ich die einzelnen Färbungen stets von Zeit zu Zeit unter dem Mikroskope kontrollierte. Es lassen sich meiner Erfahrung nach keine bestimmten Zeitangaben zur Erzielung der besten Resultate angeben. Zum Beweise dafür, dass auch die Dauer der Färbung einen gewissen Einfluss auf den Ausfall der letzteren besitzt, mögen folgende kurze Angaben dienen. Bei Verwendung des Hansenschen Gemisches waren die ganzen Schnitte durch das in Müller-Formol fixierte Paraganglion suprarenale einer Henne nach zehn Minuten noch ganz gelb; nach 26 Minuten färbten sich bloss einzelne Faserbündel und Fasern rot: erst nach sechs Stunden war die Färbung eine gute. Bei anderen Paraganglien erzielte ich dieselben günstigen Resultate schon nach einer Stunde. Ein längeres, bis 24 stündiges, Verweilen in der Farbe änderte daran nichts mehr. Im Gegenteil war dies manchmal eher schädlich als nützlich. Es wurden dabei öfters sämtliche oder doch die meisten chromaffinen Zellen dunkel braun-violett. Das Bindegewebe färbte sich nicht rot, sondern ebenfalls mehr violett oder blieb einigemale vollständig farblos; stellenweise färbte die Pikrinsäure dasselbe gelb. Diese intensive Braunfärbung der

chromaffinen Zellen trat nur bei Anwendung der Hansenschen Methode, manchmal schon sogar nach kurzer Zeit auf. Auch bei den anderen Methoden schwankt die Intensität der Färbung der chromaffinen Zellen in gewissen Grenzen, insofern sie das Säurefuchsin verschieden stark aufnehmen. Sie wurden aber selbst durch das Unnasche starke Säurefuchsin-Orangegemisch niemals so intensiv braun oder rot, dass nicht das leuchtende Rot des Bindegewebes sicher zu erkennen gewesen wäre.

Betreffs der Güte der einzelnen Säurefuchsinfärbungen bestanden wohl geringe, aber keine wesentlichen Unterschiede zwischen den verschiedenen Methoden. Jene von Hansen lieferte wenigstens stellenweise die kontrastreichsten Bilder. Eine ausgedehntere Färbung erbrachten die Methoden von Schaffer und Unna (Säurefuchsin-Pikrinsäure). Die Verteilung des Bindegewebes konnte hier insbesondere auch aus dem Grunde auf weitere Strecken hin verfolgt werden, weil die lebhafte und störende Braunfärbung der chromaffinen Zellen in Wegfall kam.

Mit keiner der als zweckdienlich angeführten Methoden erhält man aber eine gleichmässige Färbung des gesamten Bindegewebes. Streckenweise wurde letzteres tadellos dargestellt, daneben fanden sich aber stets ganze Bündel und einzelne Fasern, die gar nicht oder nur schwach gefärbt waren. Diese liegen oft mitten in den lebhaft gefärbten Abschnitten des Bindegewebes. Die schlecht gefärbten Faserbündel sehen wie trüb, wie angehaucht aus. Ihre Zusammensetzung aus einzelnen Fasern war nicht immer gut zu erkennen, häufig schien sie vollkommen zu fehlen. Wenigstens bildeten viele Faserbündel homogene, nicht scharf konturierte breitere oder schmälere Bänder. Es bestand kein wesentlicher Unterschied in der Färbung des im Innern des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere befindlichen und dem nach aussen von ihnen gelegenen Bindegewebe, nur stellenweise machte es allerdings den Eindruck, als ob ersteres schwerer färbbar wäre. Eine eigene Stellung nimmt das endoneurale Bindegewebe des sympathischen Nervensystemes ein, indem es sich ganz besonders schwer durch das Säurefuchsin färbt.

Aus all dem Gesagten ist ohne weiteres ersichtlich, dass selbst die gelungensten Fuchsinfärbungen infolge ihrer nur teil-

weisen Wirkung kein sicheres Urteil über die tatsächliche Verbreitung des fibrillären Bindegewebes im Paraganglion suprarenale und der Nebenniere der Vögel fällen lassen. Diesen grossen Übelstand kann man am besten auf die Art und Weise vermeiden, dass man in Müller-Formol fixierte Präparate mit dem Freebornschen Gemisch behandelt. Das gesamte bindegewebige Stützgerüst wird dabei bis in seine feinsten Verzweigungen in einer Deutlichkeit wie mit keiner anderen Methode dargestellt. Jene Stellen, die das Säurefuchsin vollständig oder teilweise zurückgewiesen hatten, färbten sich dabei dunkel saphirblau. Bei diesen vergleichenden Versuchen handelte es sich stets um Schnitte durch dasselbe Paraganglion suprarenale. Sehr viele chromaffine Zellen nehmen bei der Freebornschen Methode nur ein schwach gelbgrünes Aussehen an. Dies ist ein weiterer günstiger Umstand, der es ermöglicht, selbst den Verlauf der schwächsten Fäserchen gut verfolgen zu können. Nirgends findet man solche ungefärbte Stellen wie in den Säurefuchsinpräparaten. Der Grad der Blaufärbung schwankt aber auch bei der Freebornschen Methode in gewissen Grenzen. Die Intensität der Färbung ist für gewöhnlich der Stärke der Faserbündel und einzelnen Fasern direkt proportional, doch können auch grössere Faserbündel weniger lebhaft als die schwächeren gefärbt sein. Die dünnsten Fäserchen färbten sich häufig relativ am wenigsten, andere wieder, ebenso schwache, wurden im Gegensatze dazu lebhaft blau. Dort, wo die Fäserchen so dünn sind, dass sie eben an der Grenze der Wahrnehmbarkeit stehen, entziehen sie sich, besonders bei einer schwachen Färbung, leicht einer sicheren Beobachtung. Mit Abnahme der Intensität ändert sich auch stellenweise die Nüance der blauen Farbe. Das schöne Saphirblau geht dabei in ein schmutziges Blaugrau über. Die intensive Färbung der starken Faserbündel ist für gewöhnlich der Grund, warum man ihre Zusammensetzung aus einzelnen Fasern nur schwer oder gar nicht erkennen kann. Im Gegensatze dazu gibt es nun eine Anzahl ebenso starker Faserbündel, die, trotzdem sie merklich schwächer gefärbt sind, in ihrem Innern ebenfalls keine einzelnen Fasern zu enthalten scheinen. Diese Faserbündel besitzen ein ähnliches Aussehen wie jene, die sich mit dem Säurefuchsin nur schlecht gefärbt hatten. Trotzdem ihnen eine Innenstruktur fehlt, müssen

sie aber dennoch aus einzelnen Fasern zusammengesetzt sein, weil sie sich später teilen und in einzelne gut gefärbte Fasern auflösen.

Verwendet man zur Fixierung der Präparate reine Müllersche Flüssigkeit, dann färbt sich erstens das Bindegewebe viel weniger schön blau, es wird mehr blaugrau und dann bleibt auch ein grösserer Teil der feinsten Fäserchen ungefärbt. Keine der noch von mir erprobten Methoden kann sich mit jener von Freeborn messen. Sehr gute Resultate erzielte ich auch mit dem von Unna angegebenen Gemisch zur Färbung basophilen Kollagens. Hier waren die Resultate vollkommen gleich, ob nun die Präparate in reiner Müllerscher Flüssigkeit oder aber in Müller-Formol fixiert würden. Das intensiv türkisblaue Bindegewebe hob sich sehr schön von den rein gelb gebliebenen chromaffinen Zellen ab. Keine einzige Faser färbte sich rot; es handelte sich also stets um ein normales Kollagen im Sinne Unnas. Nur die feinen und allerfeinsten Fäserchen waren öfters schwach blau oder gar nicht gefärbt. Die übrigen Methoden, selbst jene von Mallory-Stöhr, ergaben mir darum keine gut brauchbaren Resultate, weil die feinen Ausläufer des Bindegewebes sich zu wenig ausgesprochen färbten, um mit Sicherheit von dem ebenfalls lebhaft tingierten Plasma der chromaffinen Zellen differenziert werden zu können.

Wie wir aus dem vorhergehenden ersehen, sind also tatsächlich die Art der Fixierung und Färbung von Einfluss auf den Ausfall der letzteren. Denn bei derselben Fixation geben die verschiedenen Farbstoffe verschieden gute Resultate, und umgekehrt erzielt man mit derselben Methode bei den einzelnen Fixierungen sehr differente Färbungen. Rätselhaft bleibt nur die fehlende oder geringe Affinität des fibrillären Bindegewebes zu dem Säurefuchsin, die unter allen Umständen sich mehr oder minder kundgibt. Die Art der Vorbehandlung des Präparates kann diese Eigentümlichkeit verstärken oder abschwächen. Die einzige Ursache dafür dürfte in einer veränderten chemischen Zusammensetzung des Bindegewebes gesucht werden. Um basophiles Kollagen z. B. kann es sich nach dem regelmässig negativen Ausfall der Unnaschen Färbungen nicht handeln. Würden sich nur wenige Fasern oder Faserbündel schlecht oder gar nicht färben, dann müsste man

daran denken, dass es sich vielleicht um degenerierendes oder erst neugebildetes und noch nicht vollentwickeltes Bindegewebe handeln könnte. Diese Möglichkeit kommt aber in Anbetracht des Umstandes, dass oft sehr grosse Abschnitte, ja das ganze im Schnitte enthaltene Bindegewebe sich schlecht oder gar nicht mit dem Säurefuchsin färbt, in Wegfall. Eine strukturelle Veränderung des Bindegewebes kann man auch nicht gut annehmen, weil dieses schlecht gefärbte Bindegewebe nach der Methode von Freeborn in wunderbarer Deutlichkeit bis in seine feinsten Ausläufer dargestellt wird. Diejenigen Abschnitte des Bindegewebes, die durch das Säurefuchsin ungefärbt geblieben waren, zeigten dann eine normale Struktur und Verteilung. So bleibt vorläufig nur die Annahme übrig, dass das Bindegewebe der Vögel eine eigene chemische Zusammensetzung besitzt, die sich durch eine fehlende oder mangelhafte Affinität zu dem Säurefuchsin kundgibt.

Nachdem ich die Schwierigkeiten hervorgehoben habe, die sich einer verlässlichen Bindegewebsfärbung in den Weg stellen, gehe ich zur Beschreibung der Verteilung des fibrillären Bindegewebes im Innern des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere über. Das aus diesen beiden Organen zusammengesetzte Gesamtorgan, die sog. „Nebenniere“, wird an seiner Oberfläche von einer gemeinsamen bindegewebigen Kapsel umgeben. Diese bildet entweder ein aus dichtgedrängten Fasern und Faserbündeln zusammengesetztes, mehr einheitliches Häutchen, oder zeigt stellenweise eine Auflockerung ihres Gefüges und eine Durchsetzung mit chromaffinen und stellenweise mit Ganglienzellen. Ein Teil der von der Kapsel nach innen zu abzweigenden Septen gelangt in die Nebenniere (Rinde), der andere zu den Zellsträngen des Paraganglion suprarenale. An vielen Stellen verwebt sich aber das Bindegewebe beider Organe durch einen wechselseitigen Austausch von Fasern. Die stärksten Septen ziehen regelmässig ins Paraganglion suprarenale; die im Innern der Nebenniere sind absolut schwächer. Die einzelnen Zellstränge und Zellgruppen des Paraganglion suprarenale werden überall stets von Bindegewebe an ihrer Oberfläche umkleidet. Stärkere oder schwächere Faserzüge dringen aber an vielen Stellen auch in ihr Inneres. Dort zerfallen die stärkeren Faserbündel entweder sofort in eine Anzahl dünnerer Bündelchen, welche sich

dann ihrerseits mehr gleichmässig weiterverteilen, oder aber es durchsetzt ein starkes Faserbündel als ein achsialer Strang auf kürzere oder weitere Strecken die chromaffinen Zellgruppen, bevor es eine Zerfällung erfährt. Zahlreiche einzelne bindegewebige Fasern, die von dem äusseren Überzuge der Zellstränge abbiegen, verstärken das im Innern der letzteren gelegene Stützgerüste. Das gesammte Bindegewebe des Paraganglion suprarenale ist durchaus nicht gleichmässig verteilt. Die einzelnen Stränge und Ballen chromaffiner Zellen besitzen bei demselben Vogel einen sehr verschiedenen Gehalt davon. Aber auch zwischen den Paraganglia suprarenalia verschiedener Vögel derselben Art machen sich ebenfalls diesbezüglich individuelle Schwankungen bemerkbar, insofern als manche Paraganglien entschieden mehr Bindegewebe als die anderen enthalten. Ob hier das Alter eine Rolle spielt, wie R. Minervini (19) auf Seite 487 hervorhebt, kann ich nach meinen Beobachtungen nicht mit Sicherheit entscheiden. Das meiste Bindegewebe fand ich stets bei den Hühnern vor. Eine ähnliche Angabe macht R. Minervini (19) Seite 487: „Le tissu conjonctif, formant un réseau de cloisons entre les cordons et se continuant avec l'enveloppe extérieure, paraît plus abondant dans certaines espèces, comme le poulet et la dinde, que dans les autres.“ Im Innern des Paraganglion suprarenale entsteht durch eine weitgehende Teilung und Verflechtung der Faserbündel und einzelnen Fasern ein so dichtes Netz, dass von den chromaffinen Zellen die allermeisten, jede für sich, von Bindegewebsfasern in Gestalt von einfachen Maschen oder Körben umsponnen werden. Da aber die Dicke der einzelnen Faserbündel und Fasern bedeutend schwankt, so sind die verschiedenen Abschnitte dieses bindegewebigen Netzwerkes von einer sehr ungleichen Stärke. So kommt es, dass die einzelnen chromaffinen Zellen entweder nur von starken, oder aber von starken und schwachen Faserzügen und einzelnen Fasern gleichzeitig umhüllt werden. Die perizellulären Netze sehr vieler chromaffiner Zellen werden ausschliesslich nur von den allerfeinsten Fäserchen zusammengesetzt. Fig. 2, Taf. XXI, stellt einen Abschnitt durch das Paraganglion suprarenale einer einjährigen Henne dar. Letzteres wurde in der Mischung Müller 9: Formol 1 fixiert und nach Hansen gefärbt. Man

sieht hier nicht bloss die verschiedene Stärke der einzelnen Fasern sehr deutlich, sondern auch wie schön das Säurefuchsin an denjenigen Stellen färbt, an denen es seine volle Wirkung ungehindert entfalten kann. Ein Teil der chromaffinen Zellen nahm bei dieser Behandlung eine braune Farbe an, der andere wurde durch die Pikrinsäure noch lebhafter gelb gefärbt. Manche Zellen dagegen, wie die in der Mitte der Zeichnung gelegene, blieben ganz schwach gelb. Die braunen und gelben Zellen vermischen sich ganz regellos miteinander oder bilden jedesmal für sich ganze Zellstränge und Gruppen. Fast alle chromaffinen Zellen sind in der Figur maschenartig von den bindegewebigen Fäserchen umsponnen, die wie in der Mitte und am rechten Rande der Zeichnung die Zellen auch verschiedentlich überqueren. In manchen Zellen fehlt der Kern; er lag dann stets im vorhergehenden oder nachfolgenden Schnitte der Serie. Die kleinen braunen oder gelben Felder an der rechten Seite der Figur sind Zellanschnitte. Jene Zellen, die in der Figur ohne ein trennendes Zwischengewebe unmittelbar aneinanderstossen, wurden im folgenden Schnitte ebenfalls durch bindegewebige Fasern voneinander getrennt. Manche Zellen, wie z. B. die links befindlichen zwei braunen Zellen, sind nur zum Teile auf diese Art voneinander geschieden. Die stärkeren, zwischen den chromaffinen Zellen verlaufenden, scheinbar einheitlichen Fasern sind sehr oft nur Faserbündel, wie ihre spätere Zerklüftung beweist. Die dünnsten Fäserchen stehen eben an der Grenze der Wahrnehmbarkeit; es ist ungemein schwer, besonders wenn sie nicht lebhaft gefärbt sind, ihren weiteren Verlauf, besonders zwischen den braunroten Zellen, zu verfolgen. Die Faserbündel und einzelnen Fasern sind aber nicht bloss im Längs-, sondern auch im Querschnitte getroffen (qu). Diese erscheinen in Gestalt runder oder ovaler leuchtend roter Felder oder nur kleiner Punkte. In dieser Figur sind nur relativ wenige zu sehen. Vergleiche hier die Fig. 1, Taf. XXI, in der viele Faserbündel (Mitte der Zeichnung) und einzelne Fasern quer getroffen sind. Häufig sind die einzelnen chromaffinen Zellen nur von einer Anzahl allerfeinster rot oder blau gefärbter Pünktchen (Faserquerschnitte) an ihrer Peripherie umgeben. Manche Zellen enthalten zwischen sich oft nur einen einzigen solchen Faserquerschnitt und grenzen in ihrer übrigen Aus-

dehnung unmittelbar, epithelartig aneinander. In Erwägung der ausserordentlichen Feinheit vieler Fäserchen und des Umstandes, dass sich viele von den letzteren nur ungenügend oder gar nicht färben, wird man zugeben müssen, dass ein grösserer Teil des bindegewebigen Netzes, insbesondere zwischen den braunen chromaffinen Zellen, der Beobachtung entgehen muss. Manche der längsgetroffenen Fäserchen zeigen knopfartige Verdickungen. Zum Teile sind dies Knickungen und Verbiegungen dieser Fasern, zum Teile aber Querschnitte von in einer anderen Richtung verlaufenden Fäserchen. Ein Vergleich der Fig. 1 und 2, Taf. XXI, ergibt ohne weiteres die völlige Gleichheit der Bilder, nur waren die Bindegewebsfasern in Fig. 1 nach der Freebornschen Methode blau gefärbt gewesen. Vergleiche mit diesen Figuren noch Fig. 3, Taf. XXI. Der Schnitt stammte aus einem in Müller-Formol fixierten Paraganglion suprarenale einer alten Henne und wurde nach der Methode von Mallory-Stöhr gefärbt. Die blaue Farbe des Bindegewebes ist da nicht so intensiv wie in der Fig. 1. Ferner vergleiche noch sämtliche Figuren auf Taf. XXII. Fig. 6, 7, 8, 9 stammen von einer einjährigen Henne, die übrigen von einem einjährigen Hahne. Alle Präparate wurden nach der Freebornschen Methode gefärbt. In Fig. 13, 14, 18, 20, 21 sind die chromaffinen Zellen der Einfachheit halber nur in einem gleichmässig grauen oder gelben Tone gehalten.

Diese Zeichnungen wurden mit zu dem Zwecke angefertigt, um die ungemein grosse Mannigfaltigkeit in der Verteilung des Bindegewebes wenigstens zu einem ganz kleinen Teile im Bilde vorzuführen. Manchmal (Fig. 8 und 10, Taf. XXII) besitzen die chromaffinen Zellen in ihrer Peripherie seichtere oder tiefere Ausbuchtungen, in welche die in den Interzellularräumen befindlichen bindegewebigen Fasern direkt hineinziehen, um daselbst sich zu korbartigen Geflechten zu vereinen (Fig. 10) oder bloss schlingenartig umzubiegen. Diese faserhaltigen Ausbuchtungen dehnen sich manchmal bis in die Nähe der Kerne aus.

Auf diese Weise liegen also die allermeisten chromaffinen Zellen in separaten bindegewebigen Maschen und Körben. Aber selbst in den gelungensten Freebornschen Präparaten bleibt eine geringe Anzahl von Zellen übrig, bei welchen man diese Anordnung nicht erkennen kann. Sie werden vielmehr

durch das Bindegewebe zu kleinen Gruppen zusammengefasst. Ich glaube aber nach allem, dass an diesen Stellen sich öfters die feinsten Fäserchen nicht genügend stark färbten oder zu dünn waren, um zwischen den dichtgedrängten Zellen wahrgenommen werden zu können. Es ist mir aber sehr wahrscheinlich, dass es trotzdem eine gewisse Anzahl von Zellgruppen gibt, in denen die einzelnen Zellen ohne jedes trennende Zwischengewebe epithelartig aneinander grenzen.

Innerhalb der Lücken des bindegewebigen Geflechtes stossen die einzelnen chromaffinen Zellen unmittelbar aneinander. Darum kommt es häufig vor und ist auch in Fig. 1 und 2, Tafel XXI, zu sehen, dass manche Zellen nicht durch Bindegewebe voneinander getrennt sind; im nächsten Schnitte aber waren sie von diesem maschenartig umgeben.

Viele chromaffine Zellen verschmelzen jedoch innerhalb der Lücken der perizellulären Fasernetze zum Teile miteinander. Auf diese Art kommen, — wenigstens im fixierten Präparate, — kleinere oder grössere kernhaltige Syncytien zustande. Die Zerfällung in einzelne Zellen ist bei den letzteren oft in verschiedenem Grade ausgesprochen. Es ist unmöglich, so ohne weiteres zu entscheiden, ob diese Syncytien durch eine unvollständige Trennung einer ursprünglich einheitlichen Protoplasmamasse, oder aber durch eine nachträgliche Verschmelzung schon selbständig gewesener Zellen entstanden sind. Möglicherweise spielen hier beide Momente eine Rolle. Wenn ich daher von einer syncytialen Verschmelzung der chromaffinen Zellen spreche, so ist dies nur im bildlichen Sinne gemeint, um damit den protoplasmatischen Zusammenhang unter ihnen zu charakterisieren.

Die bindegewebigen Faserbündel oder einzelnen Fasern umspinnen an jenen Stellen, an welchen das Syncytium eine unvollständige Zerfällung in einzelne Zellen zeigt, letztere in der früher geschilderten Weise. Stellenweise aber dringen die Fasern in das Innere des noch ungeteilten Protoplasmas. Sie durchziehen das letztere auf kürzere oder weitere Strecken, um schliesslich wieder aus ihm herauszukommen und sich mit den perizellulären Netzen zu vereinen.

Fig. 6, 7 und 9, Taf. XXII, geben drei Beispiele für dieses Verhalten. In den beiden ersten Zeichnungen handelt es sich scheinbar um einzelne von bindegewebigen Fasern vollständig oder doch zum grössten Teile umgebene selbständige chromaffine Zellen. Beide wurden von je einem intensiv blauschwarz gefärbten, quergetroffenen Faserbündel durchzogen. In Fig. 6 verlief dieses in einer schrägen von rechts oben nach links unten abfallenden Richtung an der Unterseite des Kernes weiter. An der mit einer Klammer und einem Stern bezeichneten Stelle hing aber diese Zelle, oder richtiger gesagt, diese kernhaltige Protoplasmapartie, in breiter Ausdehnung ohne jede Unterbrechung mit einer etwas höher gelegenen Nachbarzelle zusammen. In Fig. 7 zweigte von dem interstitiellen bindegewebigen Stützgerüste an der mit (qu) bezeichneten Stelle ein schwächeres Faserbündel in einer zur Bildebene senkrechten Richtung nach unten ab. Anfänglich verlief es an der unteren Fläche der Zelle und durchsetzte dann diese in einer nach links und oben schräg aufsteigenden Richtung. In der unmittelbaren Nähe des Kernes gelangte das Bündel wieder an die Oberfläche, um dann weiter nach links und oben ziehend, sich an der mit ** bezeichneten Stelle mit dem interzellulären bindegewebigen Gerüste abermals zu vereinigen. Die Zelle war an drei Seiten von bindegewebigen Fasern umsponnen, mit der vierten (Klammer*) stiess sie aber unmittelbar an eine benachbarte Zelle, mit welcher sie auch teilweise syncytial verschmolz. Ausserdem bestand noch in der oberen Hälfte der Zelle (Fig. 7) ein breiter und ununterbrochener plasmatischer Zusammenhang mit einer dritten, etwas höher gelegenen chromaffinen Zelle. In Fig. 9, Taf. XXII, liegt rechts neben einer einkernigen Zelle (a) eine zweikernige, die allseitig von dünnen und etwas schwächer gefärbten bindegewebigen Fasern eingehüllt wird. In der linken Hälfte dieser Zelle verläuft ein deutliches Bindegewebsbündel. Dieses legt sich dem einen Kerne unmittelbar an, biegt an seinem oberen Ende in die Tiefe, um im welligen Verlaufe später wieder an die Oberfläche der Zelle zu gelangen. Die beiden in der Fig. 9 getrennt wiedergegebenen Abschnitte dieses Bündels hingen in der Tiefe ohne Unterbrechung zusammen. Der Deutlichkeit halber wurden in den Figuren breite Bindegewebsbündel ausgewählt. Es zeigen aber auch die verschiedensten

einzelnen Fasern dieselbe eigentümliche Lagerung. Je nachdem man sich nun die Entstehung der Syncytien vorstellt, muss man entweder ein selbständiges Einwachsen der bindegewebigen Fasern in das Protoplasma annehmen, oder aber daran denken, dass erstere durch die gegenseitige Verschmelzung benachbarter Zellen erst sekundär von deren Plasma allseitig umschlossen werden. In Fig. 6 und 7 könnte es sich wohl um letzteren Modus handeln, in Fig. 9 wird man aber mehr dazu neigen, die erste Auffassung gelten zu lassen. An dieser Stelle muss nun ganz besonders hervorgehoben werden, dass nur dort, wo die einzelnen Zellen miteinander in einem deutlichen, schmäleren oder breiteren plasmatischen Zusammenhange standen, die bindegewebigen Fasern und Faserbündel an verschiedenen Stellen im Innern der einheitlichen Protoplasmapartien vorgefunden wurden. Überall dort, wo die Zellen vollkommen von allen Nachbarzellen isoliert waren, breitete sich das bindegewebige Netz nur an ihrer Oberfläche aus. An jenen Stellen, an welchen es dennoch den Anschein hatte, als ob einzelne Fasern auch in das Innere dieser wirklich selbständigen Zellen eingedrungen seien, handelte es sich nur um eine Überlagerung seitens des Bindegewebes.

Die bisher besprochenen, die chromaffinen Zellen einhüllenden Netze, wurden ausschliesslich durch Fasern des allgemeinen bindegewebigen Stützgerüstes zusammengesetzt. Viele chromaffine Zellen werden im Gegensatze dazu von bindegewebigen Flechtwerken umgeben, die auf eine andere Art zustande kommen. Man kann nämlich an solchen Präparaten, die nach der Methode von Freeborn gefärbt wurden, mit aller Deutlichkeit sehen, dass die im Innern des Paraganglion suprarenale verlaufenden sympathischen Nerven sich stellenweise teilen und in einzelne Faserbündel auflösen. Die Fortsetzungen des endoneuralen Bindegewebes umgeben dabei in ganz genau derselben Art und Weise, wie ich dies bei Beschreibung des Paraganglion caroticum der Krähe noch eingehend schildern werde, jede einzelne chromaffine Zelle korb- oder maschenartig. An diesen Stellen besteht also das interzelluläre Flechtwerk der Hauptsache nach aus den Endverzweigungen des endoneuralen Bindegewebes; zum

Teile wird ersteres aber noch durch Fortsetzungen des übrigen bindegewebigen Stützgerüstes verstärkt.

Die Verteilung des endoneuralen Bindegewebes gibt auch hier, gerade so wie im Paraganglion caroticum, eine Handhabe zur Beurteilung der Endausbreitung der marklosen Nervenfasern. Diese letzteren müssen in derselben Weise wie das endoneurale Bindegewebe jede einzelne chromaffine Zelle umflechten. Ich verweise hier auf die diesbezüglichen genauen Ausführungen im Kapitel „Paraganglion caroticum“.

Die wichtigsten Ergebnisse über die Verbreitung des fibrillären Bindegewebes und die Anordnung der chromaffinen Zellen sind in kurzer Zusammenfassung folgende:

1. Das Bindegewebe bildet im Innern des Paraganglion suprarenale ein sehr dichtes Gitter- und Maschenwerk. Die allermeisten chromaffinen Zellen werden jede für sich von bindegewebigen Fasern umsponnen. Eine geringe Anzahl von ihnen aber scheint durch das Bindegewebe zu kleinen Gruppen zusammengefasst zu werden. Infolge der schweren Färbbarkeit des Bindegewebes und in Anbetracht der kolossalen Feinheit sehr vieler Fäserchen, kann es sich aber öfters auch darum handeln, dass letztere einfach nicht wahrgenommen werden. Eine sichere Entscheidung kann man daher, heute wenigstens, in diesem Punkte nicht fällen.
2. Die Lücken in den bindegewebigen perizellulären Geflechten sind sehr verschieden gross. Viele chromaffine Zellen werden von einer grossen Anzahl von Fasern aufs dichteste umsponnen, andere sind von den letzteren nur maschenartig eingehüllt.
3. Die chromaffinen Zellen grenzen innerhalb der Lücken der perizellulären Netze entweder epithelartig aneinander, oder aber sie sind stellenweise syncytial verschmolzen.
4. Die bindegewebigen Fasern dringen auch stellenweise in das Innere der syncytial vereinigten Zellen ein, um schliesslich wieder aus dem Zellplasma herauszuziehen und sich mit den perizellulären Geflechten zu verbinden.

Eine gewebliche Verbindung dieser intrazellulären Fasern mit dem Zellkerne konnte ich niemals nachweisen.

5. Die Netzwerke um die einzelnen chromaffinen Zellen werden zum grössten Teile ausschliesslich von dem bindegewebigen Stützgerüste zusammengesetzt. Stellenweise dagegen verdanken die ersteren ihre Entstehung der Endausbreitung des endoneuralen Bindegewebes der sympathischen Nerven.

Vergleiche ich nun mit meinen Ergebnissen die in der Literatur vorliegenden Angaben, so ist H. Rabl (20), Seite 517, der Ansicht, dass alle chromaffinen Zellen in separaten bindegewebigen Maschen liegen, während dagegen v. Brunn (1), Seite 625, behauptet, dass die meisten Markzellen (chromaffine Zellen) gruppenweise angeordnet sind. Ich kann keinem dieser zwei Autoren vollkommen beistimmen, indem mir nur der sichere Nachweis gelang, dass die allermeisten chromaffinen Zellen, jede für sich, von bindegewebigen Fäserchen eingehüllt werden, während eine geringe Menge von ihnen zu kleinen Gruppen vereint ist. Möglich ist es ja, dass man mit besseren und noch sichereren Methoden, als es heute die Freebornsche ist, das Eindringen von bindegewebigen Fäserchen auch in diese kleinsten Gruppen beobachten wird. Über eine syncytiale Verschmelzung oder aber über das Eindringen von bindegewebigen Fäserchen in das Innere dieser Syncytien finde ich in der Literatur keine Angaben.

Zum Schlusse dieses Abschnittes will ich noch erwähnen, dass ich zur Darstellung des fibrillären Bindegewebes im Innern des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere auch die künstliche Verdauung der Schnitte mit Pankreatin- und Pepsinglyzerin anwendete. Im letzteren Falle wurden die Präparate in einer 0.03 % Chromsäurelösung im Tageslichte durch mehrere Tage fixiert und dann im fliessenden Wasser ausgewaschen. Alle weiteren Prozeduren, bis zum Einlegen in das Paraffin, erfolgten dann ebenfalls bei Tageslicht. Die kollagenen Fasern werden, wie bekannt, auf diese Weise im Gegensatze zu den elastischen für gewöhnlich in Pepsin unverdaulich.

Ich halte nun alle diese Untersuchungen aus mehreren Gründen für meine Zwecke für gänzlich ungeeignet. Infolge seines eigentümlichen färberischen Verhaltens muss man dem

Bindegewebe der Vögel eine eigene, spezifisch veränderte chemische Beschaffenheit zuschreiben. Es ist daher schon von vornherein fraglich, ob ein Teil des Bindegewebes der künstlichen Verdauung widerstehen wird. Diese Vermutung wird durch die dabei erzielten Resultate zum grossen Teile bestätigt. Es gelingt nämlich nur ausnahmsweise, feinste Netzwerke im Innern des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere darzustellen, die allem Anscheine nach dem bindegewebigen Fasergerüste entsprechen. Sonst sind die Lücken im letzteren durchwegs viel grösser, als in den nicht verdauten Kontrollpräparaten. Es gelingt in einzelnen Schnitten ganz gut, mit Hilfe der künstlichen Verdauung die Verteilung des gröberen Bindegewebes und auch vieler einzelner Fasern nachzuweisen, doch schauen manche der letzteren wie angedaut aus. Aber selbst an jenen Stellen, an denen ein feines Maschen- und Gitterwerk innerhalb der Zellstränge des Paraganglion suprarenale dargestellt wird, welchen Anhaltspunkt besitzt man denn für die Annahme, dass die einzelnen Lücken mehrere oder bloss eine einzige chromaffine Zelle enthalten? Die Grösse der einzelnen Lücken kann hier gar nicht entscheidend sein, da erstens die Grösse der einzelnen chromaffinen Zellen bedeutend schwankt und zweitens letztere oft nur angeschnitten sind. Es kann z. B. ganz gut vorkommen, dass öfters zwei kleinere Zellen zusammen die Ausdehnung einer einzigen grösseren besitzen. Zwei gleichgrosse Lücken im Bindegewebe können daher entweder nur eine oder aber auch zwei chromaffine Zellen enthalten. Dann wieder findet man (in Müller-Formolpräparaten) oft ein kleines angeschnittenes Stück einer chromaffinen Zelle neben einer anderen kleineren in einer einzigen bindegewebigen Lücke, die nicht einmal so gross ist, dass eine einzige grosse chromaffine Zelle in ihr Platz hätte. Die Zellkerne, die eine Orientierung noch am ehesten ermöglichen könnten, sind bei der richtigen Ausführung des Versuches mit verdaut. Ist dies noch nicht vollständig der Fall, dann sind auch noch stets Plasmareste vorhanden, und diese Resultate darum nicht beweisend, weil öfters um die einzelnen Zellen eine feine Randschichte stehen geblieben ist, die ebensogut eine ektoplasmatische Bildung als vielleicht Bindegewebe sein kann. Da wir ferner gesehen haben, dass bindegewebige Fasern auch in das

Innere der syncytial verschmolzenen Zellen eindringen, so fehlt in den künstlich verdauten Schnitten die Handhabe zur Beurteilung, ob die Fasern den Zellen bloss aufliegen oder aber in sie einbiegen.

Ich wiederhole daher nochmals, dass die Verdauungsmethoden nach all dem Gesagten keine sichere Entscheidung über die Verteilung des Bindegewebes zulassen, insbesondere darum, weil ein grösserer oder kleinerer Teil des Bindegewebes bei ihrer Anwendung mit verdaut wird.

Der Kapsel des Gesamtorganes (Paraganglion suprarenale + Nebenniere), aber auch jenem im Innern des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere befindlichen Bindegewebe sind in sehr verschiedener Menge elastische Fasern beigegeben. Bei einer einjährigen Henne enthielt die Kapsel die meisten elastischen Fasern. Innerhalb der von der Kapsel zum Paraganglion suprarenale verlaufenden Septen sind die elastischen Fasern teils an die Gefässe gebunden, teils aber von diesen ganz unabhängig. Im Innern des Paraganglion suprarenale zeigen die elastischen Fasern ein ähnliches Verhalten.

Die selbständigen Fasern bilden in den Zellsträngen des Paraganglion suprarenale (Huhn) oft auf weite Strecken ungemein dichte und zarte Netze und umspinnen dabei nach Art der bindegewebigen Fasern sehr viele einzelne chromaffine Zellen. Die Lücken dieser elastischen perizellulären Gitter und Netze sind dabei häufig viel kleiner als jene des bindegewebigen Stützgerüstes. Sehr viele elastische Fäserchen sind mindestens so dünn wie die allerfeinsten des Bindegewebes. Gerade so wie letzteres sind auch die elastischen Fasern nicht gleichmässig im Paraganglion suprarenale desselben Vogels verteilt. Manche Zellstränge sind von ihnen in dichtester Anordnung durchsetzt, andere wieder besitzen nur spärliche Fasern. Auch bezüglich des Gesamtgehaltes an elastischen Fasern bestehen zwischen den Paraganglia suprarenalia verschiedener Vögel Differenzen. Nicht jedes Paraganglion suprarenale enthält auch gleichviel von den ersteren; es spielen hier entschieden uns bisher unbekannte individuelle Schwankungen eine Rolle.

Auffallend war die Armut des Paraganglion suprarenale vieler Vögel an Nerven und Ganglienzellen. An seiner Aussen-

seite dagegen wurde es stets von grösseren und kleineren Ganglien und Nerven eingehüllt. Diese Verhältnisse erwähnt schon Eberth (2) in seiner Arbeit auf S. 515: „Grosse Ganglien finden sich bei den Vögeln an der Oberfläche des Organs, dagegen ist letzteres selbst ziemlich arm an Nerven und Ganglienzellen.“ Auch H. Rabl (20) berührt diese Frage, er sagt auf S. 518: „Echten Ganglienzellen und Nervenfasern begegnet man nur selten im Innern des Organes. Die ersteren liegen dann — wie Fig. 13 (G. Z.) zeigt — inmitten von Markzellen (chromaffine Zellen). Die Nervenfasern, die man hie und da zwischen den Strängen trifft, gehören nachweisbar zu diesen einzelnen zerstreuten Ganglienzellen und besitzen keine Beziehung zu den Zellen der Zwischenstränge (chromaff. Zellen).“ Swale Vincent (24) beschränkt sich bloss auf die kurze Notiz: „Large nerve-ganglia are found near the surface of the organ. The nerve-supply is derived from the ovarian or spermatic plexus.“ Die Verteilung der Nerven im Paraganglion suprarenale der Vögel wurde dann eingehend von Giacomini — Sulle terminazioni nervose nelle capsule surrenali degli Uccelli. Estr. dai Processi verbali della R. Accad. dei Fisiocritici in Siena. 1898. (zit. nach Kohn [10]) — untersucht. Nach ihm endigen die Nerven an den chromaffinen Zellen nach Art von Drüsennerven. Leider war mir seine Arbeit im Originale nicht zugänglich und ich muss daher auf dieses hier bloss hinweisen. Minervini (19) endlich gibt auf Seite 487 über dieses Thema nur eine ganz allgemein gehaltene Angabe: „Dans ce tissu interstitiel on rencontre des vaisseaux à faibles parois et de petits ganglions nerveux, formés de peu de cellules entourées d'une mince capsule. De ces ganglions cependant on en rencontre de plus gros, situés immédiatement au-dessous de l'enveloppe et plus ordinairement sur la face dorsale. Et chez les jeunes oiseaux, on trouve presque constamment sur le bord postérieur interne de l'organe un gros amas de ganglions nerveux.“

Ich habe diesbezügliche spezifische Methoden nicht in Anwendung gebracht, aber auch so kann man mit Sicherheit behaupten, dass oftmals nur spärliche Ganglienzellen oder Nervenstämmchen im Innern des Paraganglion suprarenale vorkommen. Bei der Abstammung der chromaffinen Zellen aus den Anlagen des sympathischen Nervensystemes berührt dies merkwürdig.

Nur die Hühner und ein altes Würgerweibchen (Lanius collurio ♀) machten hier eine Ausnahme. Bei den ersteren durchzogen stets starke und schwache, marklose und markhaltige Nerven das Paraganglion suprarenale. Innerhalb dieser Nerven lagen vereinzelte oder zu kleineren und grösseren Ganglien vereinte Ganglienzellen. Die Nerven entstammten meist den an der Aussenseite des Paraganglion suprarenale befindlichen Ganglien. Wie wir bei Besprechung der Verteilung des Bindegewebes gesehen haben, verteilen sich die sympathischen Nervenfasern auf die Art, dass jede einzelne chromaffine Zelle von ihnen aller Wahrscheinlichkeit nach umgeben wird. Ich hebe dies hier im Gegensatze zu H. Rabl (20) hervor, der die Ansicht vertritt, dass die Nerven mit den chromaffinen Zellen (Markzellen) in keinem Zusammenhange stehen.

Bei dem alten Würgerweibchen war das ganze Paraganglion suprarenale von einer grossen Anzahl einzelner, meist aber gruppenweise gehäufter Ganglienzellen durchsetzt. Fast in keinem Zellstrange fehlten sie. Häufig waren die Ganglienzellen ringsum von den chromaffinen Zellen umgeben. Im Gegensatze zu diesem kolossalen Reichtume an Ganglienzellen enthielt das Paraganglion suprarenale nur wenige und nicht besonders starke sympathische Nerven.

Das Gefäss-System der Nebenniere und des Paraganglion suprarenale ist ein durchweg einheitliches. Aus diesem Grunde wird seine gemeinschaftliche Besprechung erst nach der Schilderung der Zusammensetzung der Nebenniere (Rinde) erfolgen. Von dieser seien hier nur die Grundzüge ihres Aufbaues einer Besprechung unterzogen.

B. Grundzüge im Aufbau der Nebenniere.

Die Nebenniere besteht in ähnlicher Weise wie das Paraganglion suprarenale aus einem Systeme vielfach zusammenhängender Zellstränge und mehr unregelmässiger Zellgruppen. Die Art und Weise, auf welche sich die ersteren gegenseitig verbinden, kann eine verschiedene sein. Die einzelnen Zellstränge besitzen einen gewundenen Verlauf (v. Brunn [1], Eberth [2], H. Rabl [20], Sw. Vincent [24], R. Minervini [19]) und durchflechten sich nach allen Richtungen. Viele von ihnen berühren sich bloss an einzelnen Stellen; andere wieder verschmelzen

daselbst miteinander. In den Zwischenstrecken begrenzen die Stränge aber verschieden grosse Lücken. Andere Zellstränge wieder legen sich in mehr minder breiter Ausdehnung aneinander. Dabei bewahren sie entweder ihre Selbständigkeit, oder sie vereinigen sich, wie ich später zeigen werde, zu mehr einheitlichen Zellgruppen. Manche von den Zellsträngen endigen blind (Eberth [2], Seite 509).

Das Parenchym der Nebenniere ist daher nach Art einer Spongiosa angeordnet, deren Bälkchen und Plättchen eine sehr ungleiche Grösse und Form aufweisen. Die im Innern der Nebenniere auf diese Weise gebildeten Lücken und Hohlräume hängen überall miteinander zusammen und werden von den Zellsträngen des Paraganglion suprarenale zum allergrössten Teile vollständig ausgefüllt, den Rest nehmen grössere Venen ein. Die Zusammensetzung der Nebenniere ist daher keine gleichmässige. Prägt sich dies schon in der gröberen Anordnung des Parenchyms aus, so kommt dies noch deutlicher in der Struktur der einzelnen Zellstränge und Gruppen, sowie in der gegenseitigen Anordnung der Epithelzellen zum Ausdrucke. Hier sieht man ganz deutlich, dass der Bauplan der Nebenniere kein einheitlicher ist.

Die Zellstränge bestehen in ihrer typischen und einfachsten Form aus zwei Reihen zylindrischer Epithelzellen (Eberth [2], S. 509; H. Rabl [20], S. 514), die senkrecht zur Längsrichtung der Stränge orientiert sind und in der Achse der letzteren unmittelbar aneinander grenzen. Sw. Vincent (24), S. 23, spricht von säulenförmigen Zellen, während R. Minervini (19), S. 486, für die verschiedenen Spezies verschiedene Zellformen angibt. Die Kerne liegen, wie H. Rabl (20), S. 515, angibt, häufig um das Doppelte ihres Durchmessers von der Oberfläche der Stränge entfernt. Eine genügende Anzahl von den ersteren ist dagegen der Oberfläche viel mehr genähert, oder berührt letztere sogar. Die Zellstränge besassen bei keinem Vogel ein wirkliches Lumen. Dieser Meinung ist auch v. Brunn (1), S. 625, H. Rabl (20), S. 514 und R. Minervini (19), S. 486—487. Rabl beobachtete nur bei der Taube in der äussersten Peripherie der Nebenniere solche Zellstränge, welche ein enges Lumen hatten. Mir gelang dieser Nachweis nicht. Ueberall dort, wo im Innern der Zellstränge ein lumenartiger Hohlraum vorkam, handelte es sich, in meinen Präparaten wenigstens, um Kunstprodukte. Ich schliesse

mich hier in der Deutung dieser Hohlräume R. Minervinis (19) Ansicht an. Dieser sagt auf Seite 486—487: „Sur la section transversale du cordon, elles apparaissent alors comme un faisceau d'éléments allongés disposés en rajons autour d'un point souvent excentrique et parfois, surtout quand il y a un espace vide, on a l'image d'un vrai tube glandulaire avec un épithélium cylindrique très haut.

Cette apparence se rencontre fréquemment dans le corps surrénal du pigeon, et elle a été déjà observée par d'autres tels que Stilling et Rabl, qui ont interprété ces formes comme de vrais cordons creux. Mais, en observant attentivement un grand nombre de ces sections, je me suis convaincu que le vide central des cordons est un fait purement accidentel, dépendant probablement de la préparation, soit comme un effet de la rétraction subie par les éléments cellulaires pendant la fixation, de façon qu'ils n'arrivent plus à se toucher avec leurs extrémités centrales, soit comme une suite de la chute ou de la destruction d'autres éléments situés dans le centre du cordon.“

Eine irrige Ansicht vertritt Eberth (2), Seite 509, der hervorhebt, dass sich bei den Vögeln im Gegensatze zu den Säugetieren keine soliden Zellstränge, sondern Zellschläuche mit engem Lumen finden. Den Untersuchungen Sw. Vincents (24), S. 23, zufolge, setzt sich die Nebenniere aus soliden und hohlen Schläuchen zusammen: „In the small peripheral cylinders, there is often only one layer, which bounds a distinct, round or oval, lumen. But in most cases the structure is that of solid masses of polyhedral cells surrounded by a layer of columnar ones and having no lumen (Pl. XVIII, fig. 14).“

Die einfachsten Stränge besitzen einen Breitendurchmesser von 0,04—0,066 mm (Rabl [20], S. 514). Eine grössere Anzahl von Zellsträngen ist aber durchaus nicht so einfach zusammengesetzt. Es schieben sich hier in ihrer Achse zwischen die ursprünglichen zwei Zellreihen verschieden grosse Zellansammlungen ein. Erstere liegen nach wie vor in der äussersten Peripherie der Stränge und bewahren die typische Anordnung ihrer Zellen und Kerne. Sw. Vincent (24) gibt von diesen Strängen eine Abbildung. Die in der Mitte der Stränge gelegenen Zellen sind polyedrisch. Manchmal handelt es sich aber wohl um typische zylindrische Zellen, die bloss mit ihrer Längsachse senkrecht zu

jener der am Rande der Stränge angeordneten zylindrischen Zellen orientiert sind. Solche Stränge besitzen oft einen Breitendurchmesser von 0,1 mm und darüber.

Eine weitere Veränderung im Aufbaue der Nebenniere kommt, wie schon früher erwähnt wurde, durch die Vereinigung benachbarter Zellstränge zustande. Letztere besitzen in gleicher Weise wie auch die grossen Zellgruppen an ihrer äusseren Oberfläche eine dünne, mit elastischen Fasern vermengte, bindegewebige Hülle. Diese besteht aus einem Geflechte stärkerer und schwächerer Fasern. Die dünnsten von ihnen stehen eben an der Grenze der Wahrnehmbarkeit. Ueberall dort, wo die Zellstränge sich aneinander legen, sind sie entweder durch Kapillaren voneinander geschieden, oder aber es berühren sich ihre Faserhüllen direkt und verflechten sich gegenseitig zu mehr einheitlichen Septen. Diese zeigen öfters eine Reduktion bis auf wenige, ja sogar eine einzige bindegewebige Faser. Es fehlen nun öfters zwischen denjenigen Zellsträngen, welche sich unmittelbar aneinander legen, die bindegewebigen Faserzüge vollkommen. Dadurch entstehen mehr einheitliche Zellanhäufungen, deren Zusammensetzung aus einzelnen Strängen oftmals nur an einer reihenförmigen Anordnung der Zellkerne zu erkennen ist. Häufig aber ist letztere vollkommen verwischt. H. Rabl (20) gibt eine genauere Darstellung dieser histologischen Verhältnisse. Er sagt auf S. 515: „Dadurch aber, dass die Hauptstränge (Nebenniere) nur von einer sehr dünnen Faserlage umhüllt sind und einer Membrana propria entbehren, verlieren sie dort, wo sie zusammenstossen, den Character eines soliden Schlauches und erzeugen den Eindruck von Zellhaufen, wofern nicht die reihenweise Anordnung der Kerne auf einen speciellen Bau hinweist."

Jene Zellstränge, die bloss aus zwei Zellreihen zusammengesetzt sind, legen sich stellenweise in Gestalt eines völlig geschlossenen Ringes um die an ihrer Aussenseite befindlichen Kapillaren. Auf dem Querschnitte sind letztere dann von einer doppelten Zellreihe umfasst. Die Kerne der inneren Schichte liegen, wie sich von selbst ergibt, in den den Kapillaren zugewendeten Zellhälften. Wenn nun mehrere solcher Zellstränge sich miteinander vereinigen, dann lösen sich bloss ihre äusseren Zellreihen auf, während diejenigen, welche die Kapillaren unmittelbar umgeben, in ihrer typischen Anordnung häufig erhalten

bleiben. Auf diese Weise gelangen die ursprünglich an der Aussenseite der Stränge verlaufenden Kapillaren in das Innere der Zellgruppen.

Man sollte nun eigentlich a priori annehmen, dass die Zellen der Nebenniere, eines Organes von anerkannt epithelialem Ursprunge, zeitlebens auch eine diesbezügliche Anordnung bewahren. Dies ist aber durchaus nicht der Fall. Meiner nun folgenden Beschreibung lege ich hauptsächlich in der Mischung Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1 fixierte Präparate von Hühnern zugrunde. Nur eine gewisse Anzahl von Zellen bleibt in einem typischen epithelialen Verbande. An anderen Stellen erfährt dieser dadurch eine Lockerung und Auflösung seines Gefüges, dass von der bindegewebigen Hülle der Zellstränge und Gruppen feine und stärkere Fasern direkt zwischen die einzelnen Epithelzellen hineinziehen. Diese meist längsverlaufenden Fasern verbinden sich durch mehr quer oder schräg angeordnete zu lockeren und weitmaschigen Gittern oder Körben in der Art, dass jede Zelle für sich von ihnen umgeben wird. Diese bindegewebigen perizellulären Netze erreichen aber niemals eine so grosse Dichte wie im Paraganglion suprarenale. Da das Bindegewebe der Nebenniere seiner Darstellung durch spezifische Farbstoffe vielleicht noch grössere Schwierigkeiten als jenes im Paraganglion suprarenale entgegensetzt, so glaube ich, dass gerade so wie dort auch hier sich ein Teil von ihm der Beobachtung einfach entzieht. Dennoch gibt es genügend viele Stellen, in den nach der Methode von Mallory-Stöhr oder Freeborn gefärbten Präparaten, wo man das oben geschilderte Verhalten genau studieren kann.

Ganz besonders schön sieht man dort, wo die Kapillaren im Querschnitt getroffen sind, von ihrer bindegewebigen Umhüllung die Fasern pinsel- oder büschelartig zwischen die einzelnen Epithelzellen einstrahlen. Dass es sich hier sicher um fibrilläres Bindegewebe handelt, geht erstens aus der direkten morphologischen Betrachtung, zweitens aus dem positiven Ausfalle der spezifischen Färbungen und endlich auch daraus hervor, dass sichere, wenn auch nur sehr spärliche Bindegewebskerne in den Verlauf der interzellulären Fäserchen eingeschaltet waren.

Bevor ich nun die Art und Weise der gegenseitigen An-

ordnung der Epithelzellen näher bespreche, will ich auf ihren feineren Aufbau etwas genauer eingehen. Die Zellen der Nebenniere (Rinde) sind im frischen Zustande vollständig von einer Anzahl feinster, verschieden grosser Tröpfchen erfüllt. H. Rabl (20) beschreibt dies genau auf S. 513: „Diese Farbe (gelb) rührt von einer Menge feinster Tröpfchen her, welche in den Epithelzellen enthalten sind. Wenn man das Organ frisch, unter Zusatz von Kochsalz, zerzupft, ist es ganz unmöglich, einen Einblick in die Structur der Stränge zu erhalten. Sie sind von diesen Tröpfchen, welche dann auch in grosser Menge frei in der Flüssigkeit schwimmen, und auch offenbar bei der Präparation aus ihren Zellen ausgefallen sind, dicht erfüllt. Die Tröpfchen sind zumeist klein, doch trifft man auch grössere, und kann eine kontinuierliche Reihe von den kleinsten bis zu solchen von ansehnlicher Grösse wahrnehmen. Sie sind stark lichtbrechend . . . .“ Rabl kommt schliesslich zu der Überzeugung, dass diese Tropfen Fett sind (S. 514): „Ich glaube daraus folgern zu dürfen, dass das Nebennierenfett mit dem normalen Körperfett nicht identisch ist, ohne aber — nach den anderweitigen Reactionen — seine Natur als Fett leugnen zu können.“ Sw. Vincent (24) schliesst sich dieser Anschauung an (S. 23): „The cells are finely granular and contain in a fresh state numerous fat-globules.“ Auch R. Minervini (19), S. 487, zweifelt nicht an der Fettnatur der Tröpfchen. „Leur protoplasma finement granuleux contient de très petites gouttelettes graisseuses, qui sont moins évidentes ou font défaut chez l'animal très jeune ou le nouveau-né.“

Ich habe die Versuche Rabls nicht nachgemacht, da ja kein Zweifel an ihrer Richtigkeit besteht. Ich kann aber so viel sagen, dass diese Tröpfchen in den allermeisten Zellen meiner sämtlichen Präparate — mögen diese wie immer fixiert gewesen sein — entweder vollständig oder doch zum allerergrössten Teile fehlten. Nur hier und da enthielten spärliche Zellen wenige solcher Sekrettropfen. Da die Präparate stets durch Alkohol absolutus (99,8 % Gewichtsprozent), der dreimal binnen zweimal 24 Stunden gewechselt wurde, und ferner durch Xylol, das ebenfalls dreimal in zweimal 24 Stunden erneuert wurde, in Paraffin überführt wurden, so mussten die Tröpfchen entschieden in diesen Reagentien aufgelöst werden, ein Umstand, der ebenfalls für ihre Fettnatur zu sprechen scheint. Am deut-

lichsten trat diese Erscheinung in solchen Präparaten auf, die in dem Carnoyschen Gemische fixiert wurden. Hier waren aus sämtlichen Zellen alle Tröpfchen extrahiert. Nur manchmal fand ich in einem Schnitte zwei bis drei solcher Tröpfchen.

Weiter unten auf Seite 514 fährt H. Rabl (20) fort: „Eine zweite Art von Körnchen finde ich neben diesen Fetttröpfchen in der Nebenniere nicht. Braun beschreibt bei den Reptilien ausserdem gelbe Körnchen, mit welchen die kleinsten dieser Fetttröpfchen leicht zu verwechseln wären. Sie sollten es auch sein, welche die gelbe Farbe des Organes bedingen. Ich war nicht im Stande, weder bei Vögeln, noch auch bei mehreren Reptilien (Lacerta, Tropidonotus, Stellio), solche Körnchen zu sehen und muss daher auch die gelbe Farbe des Organes als Wirkung des Fettes auffassen.“ Entgegen diesen Angaben H. Rabls erwähnt R. Minervini (19), Seite 487: „De plus elles (Nebennierenzellen = Rindenzellen) contiennent très souvent de très petits grains de pigment jounâtre, qui sont aussi moins visibles chez le nouveau-né.“

Es ist nun tatsächlich sehr schwer, in dieser Frage eine sichere Entscheidung zu treffen. Stellenweise scheinen die Nebennierenzellen neben den Fettropfen noch kleine gelbe oder mehr bräunliche Pigmentkörnchen zu enthalten. Man muss sich jedoch sehr vor einer Verwechslung mit den allerkleinsten Fettropfen hüten. Diese können überall dort, wo sie gehäuft liegen, bei einer unscharfen Einstellung, dadurch, dass sie als kleine, dunkle Punkte erscheinen, Pigmentkörnchen vortäuschen. Die Zahl derjenigen Körnchen, bei denen es zweifelhaft bleibt, ob es sich nicht doch um ein eigenes Pigment handelt, ist aber viel zu gering, um durch sie allein die gelbe Farbe des Gesamtorganes erklären zu wollen. H. Rabl hat daher auf alle Fälle recht, wenn er die letztere auf die in den Zellen enthaltenen Fettropfen zurückführt.

Für das Studium der Anordnung des eigentlichen Plasmas ist der fast völlige Schwund der Fettröpfchen im fixierten Präparate ein sehr günstiger Umstand. Auf diese Weise erkennt man leicht, dass das Plasma die Zellen in Gestalt dünnster Fädchen nach allen Richtungen durchsetzt, die sich ihrerseits zu einem feinmaschigen Wabenwerke verbinden. Diese plasmatischen

Fädchen sind trotz ihrer ausserordentlichen Feinheit dennoch nicht gleich stark. Das Gerüst ein und derselben Zelle besteht teils aus etwas stärkeren, teils aber aus so schwachen Fädchen, dass diese eben nur noch wahrgenommen werden. Die Maschen, die durch die gegenseitige Verbindung der Fädchen gebildet werden, sind meist gleich gross und sehr klein; eine Anzahl von ihnen ist aber merklich grösser. Diese sind unter den kleineren Maschen unregelmässig verteilt. In den Knotenpunkten des plasmatischen Wabenwerkes liegen kleine Granula. Es kommt nun öfters vor, dass stellenweise infolge der Fixation oder aber der Schnittführung das intrazelluläre Netz leichte Zerreissungen aufweist. Es gibt aber auch Stellen, an welchen der Einfluss dieser zwei schädigenden Momente mit Sicherheit auszuschliessen ist und das plasmatische Fadengerüst dennoch teils geschwunden ist, teils Lockerungen seines Gefüges zeigt. Ich glaube, dass dies im letzteren Falle nur den morphologischen Ausdruck des physiologischen Lebensprozesses der betreffenden Zellen bildet. Mögen nun welche Ursachen immer eine Rolle spielen, es werden dabei die in den Knotenpunkten des Maschenwerkes gelegenen Granula frei. Diese Zellen zeigen dann ein ähnliches granuliertes Aussehen wie die chromaffinen Zellen, nur sind die Granula viel spärlicher als in den letzteren und liegen daher weiter voneinander. Die plasmatischen Fädchen können ihrerseits ebenfalls in feinste staubartige Körnchen zerfallen.

In den Lücken des plasmatischen Wabenwerkes liegen die Fettropfen und die in Frage kommenden kleinen gelben Körnchen. Man sollte nun annehmen, dass die grössten Lücken stets auch die grössten Fettropfen umschliessen. Dies ist aber durchaus keine unumstössliche Regel. Es liegen vielmehr oft mehrere kleinste, dichtgedrängte Fettropfen in einer einzigen grösseren Lücke.

Die plasmatischen Fadengerüste der einzelnen Zellen hängen nun vielfach miteinander zusammen. Mögen nun die Zellen durch Bindegewebsfasern voneinander getrennt sein oder nicht, man sieht ganz deutlich, wie sich die intrazellulären Fädchen aus einer in die andere Zelle fortsetzen. Auf diese Weise werden die zwischen den Zellen gelegenen bindegewebigen Fasern von den protoplasmatischen Fädchen über- und unterlagert und erhalten so stellenweise einen ganz feinen protoplas-

matischen Überzug. An solchen Stellen sind die bindegewebigen Fasern nur durch eine gelungene spezifische Färbung von dem Protoplasma zu differenzieren. Wo diese ganz oder zum grössten Teile versagt, macht es nur den Eindruck, als ob die einzelnen Zellen durch eine etwas verdichtete protoplasmatische Wandschichte voneinander getrennt wären. Es muss daher oft unentschieden gelassen werden, ob letztere in ihrem Innern bindegewebige Fäserchen birgt.

Es gibt nun eine grosse Anzahl von Zellen, die nebeneinander liegen, ohne dass sie in der eben beschriebenen Art eine gegenseitige Verbindung eingingen. Diese bewahren den epithelialen Typus am reinsten. An anderen Stellen zeigt die Nebenniere endlich noch besondere Struktureigentümlichkeiten. Grössere oder kleinere Abschnittte von ihr bestehen nur aus einem vollkommen einheitlichen protoplasmatischen Netzwerke, das jenem im Innern der einzelnen Zellen befindlichen völlig gleich ist. Nirgends ist, weder durch bindegewebige Fäserchen noch sonst wie, auch nur eine Andeutung einer Zerklüftung in einzelne Zellen wahrzunehmen. Die Kerne sind ohne eine bestimmte Anordnung in dem protoplasmatischen Netze verteilt; nur stellenweise zeigen sie noch eine reihenförmige Anordnung. Die syncytiale Verschmelzung der einzelnen Epithelzellen tritt an solchen Stellen am besten zutage.

Die Kerne der Nebennierenzellen sind meist rund und besitzen ein oder mehrere grössere und einige kleinere Kernkörperchen. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 0.003—0.006 mm. Als Beispiele seien einige Kernmaße angeführt:

Kern	a	0,004—0,006	mm
„	b	0,005—0,006	„
„	c	0,004—0,006	„
„	d	0,003—0,006	„
„	e	0,006—0,006	„

Artunterschiede machen sich bezüglich der Kerngrösse nicht bemerkbar. Es gelang mir nicht, so grosse Kerne von 0,008 mm, wie H. Rabl (20), angibt aufzufinden. Grosse und kleine Kerne sind bei ein und demselben Vogel oft bunt durcheinander gemischt. Manchmal finden sich in den Schnitten vorwiegend nur

die grossen, dann wieder nur die kleinen Kerne, ohne dass ich für diese verschiedene Verteilung einen Grund angeben könnte.

H. Rabl (20), S. 516, beobachtete, dass nach Härtung in 1 % Chromsäure im Gegensatze zu den anderen Methoden zweierlei Zellen in den Hauptsträngen (Nebenniere = Rinde) auftreten. Er sagt: „Die eine (Zellart) characterisirt sich durch eine weitbauchige, becherzellenartige Form des Zellleibes, in der nur wenig Protoplasma und ein runder Kern mit Kernkörperchen enthalten ist, die andere färbt sich gelbbraun, scheint zusammengedrückt und nur die Lücken zwischen den Blasenzellen auszufüllen.“ Weiter unten: „Die Vertheilung der Blasenzellen in den Strängen ist eine wechselnde. An manchen Punkten constituiren sie dieselben fast ausschliesslich, an manchen fehlen sie vollständig. An der Peripherie finden sich häufig Zellcomplexe, welche den bei anderwärtiger Härtung erhaltenen Bildern entsprechen. Doch kann man daraus nicht auf ungleiche Einwirkung der Chromsäure entsprechend ihrem Eindringen in das Organ schliessen, denn wie aus Fig. 16 hervorgeht, finden sich die Blasenzellen auch in der Peripherie. Es besitzt also die Chromsäure eine specifisch quellende Wirkung auf gewisse Zellen der Hauptstränge (Nebenniere = Rinde). Da aber gar keine Regelmässigkeit in dem Auftreten dieser Reaction liegt und bei anderen Fixirungsmethoden ein Unterschied zwischen den Zellen der Hauptstränge fehlt, möchte ich derselben keine weitere Bedeutung beilegen.“

Ich konnte nun nach Vorbehandlung der Nebenniere der Taube und des Huhnes mit reiner Müllerscher Flüssigkeit eine ähnliche Differenz im Aussehen der einzelnen Zellen erkennen. Da ich aber ferner beim Huhne auch nach der Fixierung mit Müller-Formol — der besten Methode für unsere Zwecke — mitten unter den gewöhnlichen Epithelzellen, wenn auch nur selten, blasenartige aufgetriebene Zellen fand, so glaube ich, dass es sich dabei, wenigstens nicht ausschliesslich, um einen durch die Fixierung herbeigeführten Effekt handeln kann.

Die eigentümliche Verteilung des fibrillären Bindegewebes im Innern der Nebenniere wurde schon von v. Brunn (1) und H. Rabl (20) beobachtet. Ersterer nimmt aber irrigerweise an, dass die Nebennierenzellen (Rindenzellen) Bindegewebszellen seien.

während H. Rabl bloss die feinen interzellulären Fäserchen als Ausläufer von Bindegewebszellen auffasst. Er sagt auf S. 514: „Häufig findet man auch innerhalb der Stränge kernartige Gebilde, welche Bindegewebszellen angehören, deren feinste Ausläufer Maschen bilden, in welchen die Epithelzellen enthalten sind." Ich muss hier nochmals betonen, dass ich diese Kerne nur sehr selten aufzufinden vermochte. Weiter unten fährt Rabl fort: „Ähnliche Netze finden sich auch in der Rinde der Säugethiernebenniere, nur sind sie dort noch reichlicher entwickelt, so dass die einzelnen Epithelzellen einen höheren Grad von Selbständigkeit erlangen, während sie hier noch zu Strängen zusammengeordnet sind." Die diesbezüglichen Beobachtungen über die Nebenniere der Säugetiere von v. Brunn (1), Eberth (2) u. a. waren auch mir bekannt. Angeregt durch die neueren Untersuchungen von E. Holmgren (3) habe ich seine diesbezüglichen Angaben beim Igel (Erinaceus europeus L.) nachgeprüft und in der Hauptsache vollkommen bestätigt gefunden. Das fibrilläre Bindegewebe färbt sich beim Igel schon durch die gebräuchlichsten Säurefuchsin enthaltenden Mischungen scharf bis in seine feinsten Ausläufer, dass es ganz leicht ist, seine Verteilung zu verfolgen. Tatsächlich lagen fast alle Zellen der Zona reticularis und fasciculata in separaten bindegewebigen Maschen, während in der Zona glomerulosa dies nicht eine allgemeine Regel bildete. Da ich aber nur diesen einen Igel untersuchte und dieser im Frühjahr noch im tiefsten Winterschlafe im Walde aufgefunden wurde — sein Ernährungszustand daher ein sehr schlechter war — so könnte man daran denken, dass dabei ein Teil der feinen bindegewebigen Fasern geschwunden oder doch wenigstens chemisch so verändert war, dass er sich nicht färbte. Ich werde zu dieser Annahme darum hingeleitet, weil Holmgren (3) ausdrücklich folgendes angibt (S. 161:) „Muss es also als sicher angesehen werden, dass die einzelnen Epithelzellen der verschiedenen Regionen von Nebennierenrinde des Igels von interstitiellem Gewebe ringsherum umgeben werden, ..." Da ich aber nur diesen einen Igel untersuchte, so möchte ich meinen obigen Befund nicht verallgemeinern. — Auch bei der Maus (Mus musculus L.) lagen die einzelnen Epithelzellen der Nebenniere, jede für sich, in einzelnen bindegewebigen Hüllen. Durch diese positiven Befunde bei Säuge-

tieren erfahren die Beobachtungen an der Nebenniere bei Vögeln eine weitere und wichtige Stütze.

Die organische Verbindung des Paraganglion suprarenale mit der Nebenniere prägt sich nicht zum mindesten auch in der Anordnung ihres allseitig zusammenhängenden Gefässnetzes aus. Die zuführenden Arterien verzweigen sich schon vielfach in der äusseren, das Paraganglion suprarenale und die Nebenniere gemeinschaftlich umhüllenden, bindegewebigen Kapsel. Von hier aus ziehen in das Innere der Nebenniere hauptsächlich nur Kapillaren. Dem Paraganglion suprarenale wird aber nicht bloss durch Kapillaren, sondern auch durch kleinere und grössere Arterien, die öfters ziemlich weit in dasselbe eindringen, ehe sie sich in Kapillaren auflösen, das Blut zugeführt. Im Innern des Paraganglion suprarenale bilden die Arterien, vor allem aber die Kapillaren, ein ungemein reiches und dichtes Geflecht und gehen schliesslich in Venen über, die sich ihrerseits zu grösseren Stämmchen vereinen. Es kommt aber häufig genug vor, dass die Kapillaren direkt in die letzteren einmünden. Die Venen ziehen dann aus dem Paraganglion suprarenale in die Nebenniere. Dabei durchqueren sie öfters einen Zellstrang des ersteren und treten an zwei entgegengesetzten Seiten gleichzeitig aus ihm heraus. In der Nebenniere angelangt, nehmen diese Venen auch die Kapillaren der letzteren auf. Diese umspinnen auf ihrem Verlaufe von der Kapsel her die Zellstränge von aussen und gelangen dadurch, dass sich die letzteren zu Gruppen vereinen, auch in das Innere dieser. Die Kapillaren erweitern sich vor ihrem Eintritte in die Venen streckenweise ganz bedeutend. Es kommt nun öfters vor, dass kleinere Venen unmittelbar nach ihrem Austritte aus dem Paraganglion suprarenale in ungemein breite Venen einmünden, die eigentlich zwischen die Nebenniere und das Paraganglion suprarenale eingeschaltet sind. Sie liegen nämlich in den von den Zellsträngen der Nebenniere begrenzten Lücken, werden aber gleichzeitig auch von den Gruppen chromaffiner Zellen umgeben. Eine grössere Anzahl von Kapillaren der Nebenniere ergiesst nun ihr Blut direkt in diese breiten Venen. Fürs erste erwecken die letzteren den Eindruck lakunenartiger, wandungsloser Bluträume. Es handelt sich aber, wie wir gleich sehen werden, stets um geschlossene Blutgefässe. In den Venen der Nebenniere mischt sich demnach

das Blut letzterer mit jenem des Paraganglion suprarenale.

Die Wand sämtlicher Venen und Kapillaren, sowohl des Paraganglion suprarenale, als auch der Nebenniere, besteht aus einem einfachen Endothel und einer sehr verschieden starken bindegewebigen Faserhülle. Im Paraganglion suprarenale wird diese durch Fortsetzungen des Stützgerüstes gebildet.

Wie wir gesehen haben, besitzen die Zellstränge und Zellgruppen der Nebenniere an ihrer äusseren Oberfläche eine Hülle netzartig miteinander verwebter bindegewebiger Fäserchen. Diese legen sich den zwischen den Strängen verlaufenden Kapillaren, die nur aus einem einfachen Endothel zusammengesetzt sind, unmittelbar an und spinnen auf diese Weise die letzteren gleichzeitig mit ein. Dass diese bindegewebigen Fäserchen nicht als ein eigentlicher Wandbestandteil der Kapillaren aufzufassen sind, ergeben jene Stellen mit Sicherheit, an denen keine Kapillaren die einzelnen Stränge voneinander trennen und diese dennoch von derselben bindegewebigen Hülle bedeckt sind. Man muss sich aber hier vor der Verwechslung mit solchen Stellen hüten, wo die Kapillaren vollständig blutleer und kollabiert sind und die benachbarten Zellstränge nur scheinbar aneinander grenzen.

Weder im Paraganglion suprarenale noch in der Nebenniere steht die Weite des Lumens der Venen, und Kapillaren in einem gesetzmässigen Verhältnisse zu der Dicke ihres bindegewebigen Überzuges. Wenn auch für gewöhnlich die Kapillaren und kleineren Venen den schwächsten Wandbelag haben, so sind es manchmal gerade die grossen Venen die von nur wenigen Fäserchen umsponnen werden, während die Kapillaren eine ansehnliche adventitielle Scheide besitzen. Nur die allerstärksten Venen, welche die Anfänge der Vena suprarenalis bilden, sowie letztere selbst, nehmen insofern eine Ausnahmestellung ein, als ihre Wand ausser dem Endothel regelmässig noch eine ansehnlichere Lage fibrillären, mit elastischen Fasern vermengten, Bindegewebes besitzt, das ausserdem durch spärliche glatte Muskelfasern verstärkt wird. Auf diese Art und Weise ist die gesamte Blutbahn im Paraganglion suprarenale und der Nebenniere eine völlig geschlossene, nirgends fand ich wandungslose Bluträume. Überall sind die Epithel- und die chromaffinen Zellen ausser durch das Endothel

noch durch verschieden starke Züge feinster bindegewebiger Fibrillen vom Lumen der Kapillaren und Venen getrennt.

Über die Gefässverteilung in der sogenannten „Nebenniere“ (Nebenniere + Paraganglion suprarenale) finde ich nur spärliche Angaben in der Literatur. v. Brunn (1) bemerkt folgendes auf Seite 628: „In der Nebenniere (Gesamtorgan) der Vögel ist der Verlauf (der Gefässe) natürlich ein völlig anderer: die Arterien treten zur Kapsel, verzweigen sich in ihr und treten in das Organ ein.

Beim Eintritt sind sie am schwächsten. Sie verlaufen dann geschlängelt zwischen den Zellsträngen hin, diese wie auch die zwischen denselben liegenden Markzellenhaufen eng umstrickend. Je weiter nach dem Centrum hin werden sie immer weiter und weiter und ergiessen sich dort in die mächtige Centralvene.“ H. Rabl (20) macht bloss die kurze Bemerkung (Seite 514:) „Die Zellen (Nebenniere-Rinde) liegen dem Endothel der weiten Kapillaren scheinbar direct auf, nur eine Lage feinster Fibrillen trennt sie von demselben.“

R. Minervini (19), Seite 487, beschränkt sich bloss auf die Bemerkung: „Dans ce tissu interstitiel, on rencontre des vaisseaux à faibles parois . . . . . .“ Dies bezieht sich sowohl auf die Nebenniere als auch auf das Paraganglion suprarenale.

Es ist nun sicher, dass überall dort, wo die adventitielle Faserlage eine besondere Mächtigkeit erreicht, die Parenchymzellen sowohl im Paraganglion suprarenale als auch in der Nebenniere unmöglich bis ans Gefässrohr heranreichen können. Sind dagegen die Venen und Kapillaren nur von einem Netzwerke feinster Fibrillen umgeben, dann grenzen die Zellen in seinen Lücken vielfach unmittelbar an das Endothel. Aber selbst dort, wo dies nicht der Fall ist, ermöglichen dennoch die Spalten in dem bindegewebigen Faserwerke den freien Zutritt des Zellsekretes zur Gefässwand. Man kann also darin, dass sich überall bindegewebige Fäserchen zwischen das Endothel und die Parenchymzellen einschieben, nicht eine morphologische Struktureigentümlichkeit erblicken, die als ein Beweis gegen eine innere Sekretion des Paraganglion suprarenale oder der Nebenniere anzuführen wäre.

Viel schwerer fiele hier ein anderer Umstand in die Wagschale. Wenn auch das im Innern des Paraganglion suprarenale

von den Kapillaren und Venen zusammengesetzte Netz ein weitverzweigtes ist, so gibt es dennoch viele Stellen, welche nur spärlicher vaskularisiert sind. Ist aber das Paraganglion suprarenale eine Drüse mit innerer Sekretion, auf welchem Wege gelangt dann das Sekret jener Zellen, die weiter von der Blutbahn entfernt sind, in diese? Die Antwort darauf kann ich nur in Form einer Vermutung geben.

Es finden sich überall zwischen den chromaffinen Zellen eigentümliche, häufig kreisrunde, seltener mehr unregelmässige Lücken oder längliche Spalten. Diese besitzen eine sehr verschiedene Grösse und Anordnung. Einige Zeichnungen mögen diese histologischen Verhältnisse erläutern. In Fig. 1, Taf. XXI, befindet sich rechts unten zwischen zwei ungleich intensiv gelb gefärbten chromaffinen Zellen ein solcher mehr dreieckiger Hohlraum (Pfeil mit Vak[3]). Er wird gegen die chromaffinen Zellen zu nur von je einer äusserst feinen bindegewebigen Faser abgegrenzt. An der rechten Spitze dieses Hohlraumes ist ein etwas stärkeres und sehr lebhaft blau gefärbtes Fäserchen im Querschnitte getroffen (dunkelblau-schwarzes Pünktchen). Von da aus erstreckt sich weiter zwischen die zwei chromaffinen Zellen hinein ein sehr dünnes und nur schwach gefärbtes Fäserchen. Dem Hohlraum lagert links ein länglicher Bindegewebskern unmittelbar an. Vergl. damit die vakuolenartigen Hohlräume Vak[1-3] in Fig. 2, Taf. XXI, ferner auch die zwei am oberen Rande befindlichen je ein Kreuzchen (×) enthaltenden Hohlräume. Diese werden aber *nicht mehr allseitig* von chromaffinen Zellen eingehüllt. In Fig. 20, Taf. XXII, ist eine von den allerkleinsten zwischenzelligen und vom Bindegewebe ausgekleideten Lücken gezeichnet (Pfeil mit Vak[1]). Vergl. damit auch die untere kleinere Lücke in Fig. 14, Taf. XXII, die im Vergleiche zu Fig. 20 eine ungemein viel grössere Ausdehnung besitzt. Sie wurde von drei chromaffinen Zellen umgeben. Die eine von ihnen war gelb, die anderen grau, und zwar ist von den letzteren die eine (dunkelgraues schmales Feld) nur im Anschnitte zu sehen.

Man findet nun auch in solchen Schnitten, die nach der *Freeborn*schen Methode gefärbt wurden, Stellen, wo diese interzellulären Lücken *unmittelbar* vom Plasma der chromaffinen Zellen umgeben werden, wo also *kein* fibrilläres Bindegewebe sich zwischen beide vorschiebt. Wie wir früher gesehen

haben. grenzen die chromaffinen Zellen innerhalb der Lücken der bindegewebigen perizellulären Netze unmittelbar epithelartig aneinander. Es nimmt daher nicht wunder, dass ein Teil dieser zwischenzelligen Hohlräume auch an solchen Stellen sich vorfindet, wo kein fibrilläres Bindegewebe ausgebreitet ist. Erstere werden dann von den chromaffinen Zellen ganz nach Art von Drüsenzellen umlagert. An den Begrenzungen der Hohlräume beteiligen sich entweder bloss zwei, oder aber mehrere chromaffine Zellen. Man erhält auf diese Weise Bilder eines Querschnittes durch einen Drüsenalveolus. Es ist selbstverständlich, dass in solchen Schnitten, die nicht mit spezifischen Bindegewebsfarbstoffen behandelt wurden, diese Bilder umso gehäufter auftreten.

Es kann nun aber vorkommen, dass diese zwischenzelligen Lücken durch stärkere oder schwächere Züge oder bloss Fasern des Bindegewebes umgeben und so gewissermassen von den chromaffinen Zellen abgedrängt werden. Vak^{1} und Vak^{2} in Fig. 1, Taf. XXI, geben ein Bild davon. Die Vak^{2} ist von einem eben an der Grenze der Wahrnehmbarkeit stehenden, aber intensiv blauen Fäserchen umgeben. In seinen Verlauf sind vier quergetroffene stärkere Fäserchen eingeschaltet (dunkle Pünktchen). Vergl. hier Fig. 20, Taf. XXII, Vak^{2}. Diese Lücke ist von einem stärkeren, aber schwächer gefärbten bindegewebigen Fäserchen umgeben. Links unten von der Lücke liegen die Querschnitte zweier Bindegewebsfäserchen. Schliesslich vergl. auch die grössere vakuolenartige Bildung in Fig. 14 und Fig. 12, Taf. XXII, Vak.

Das mikroskopische Bild erfährt aber oft eine gewaltige Veränderung an jenen Stellen, an denen das zwischenzellige Bindegewebe angehäuft ist. Letzteres wird hier öfters von den vakuolenartigen Hohlräumen nach allen Richtungen durchsetzt. Fig. 18, Taf. XXII, gibt ein Bild davon. Zwischen den der Einfachheit halber gleichmässig grau gehaltenen chromaffinen Zellen liegt ein bindegewebiges Netz- und Maschenwerk. Seine einzelnen Lücken stehen alle miteinander in schmälerem oder breiterem Zusammenhange. In der Figur ist nur ein Teil dieses Flechtwerkes wiedergegeben. Die bindegewebigen Fasern sind teils längs-, teils quergetroffen. Aus dem maschigen Gerüste setzen sich in ununterbrochenem Zuge verschieden starke bindegewebige Fasern zwischen die einzelnen chromaffinen Zellen fort. Die Grösse der

Lücken solcher interzellulären Maschenwerke, wie eines in der Fig. 18 abgebildet ist, schwankt in denselben Grenzen wie jene der vereinzelt liegenden Vakuolen. Diese wabigen bindegewebigen Netze schieben sich manchmal bloss zwischen zwei chromaffine Zellen in der Art ein, dass ihre einzelnen Lücken in einem einfachen Zuge hintereinander angereiht sind. Es kommt aber auch vor, dass einzelne chromaffine Zellen von den angehäuften Hohlräumen im Bindegewebe allseitig in einer schmäleren oder breiteren Schichte umgeben und so aus dem Verbande der anderen chromaffinen Zellen vollkommen isoliert werden. Ferner findet man die einzelnen oder zu Gruppen vereinten Hohlräume und Lücken häufig an der Grenze zwischen dem Paraganglion suprarenale und der Nebenniere. Infolge dieser Lage werden sie dann an ihrer Peripherie zum Teile von den chromaffinen, zum Teile aber von den Epithelzellen der Nebenniere umgeben.

Die vollständig im Bindegewebe vergrabenen Lücken könnnen aber auch die Gestalt ganz unregelmässiger Spalten haben. (Vergl. Fig. 1, Taf. XXI. Mitte der Zeichnung.)

Die interzellulären Hohlräume treten aber noch in einer anderen Gestalt auf. Man findet nämlich häufig zwischen den chromaffinen Zellen schmale, parallelwandige Spalten, die sofort lebhaft an Sekretkapillaren erinnern. Diesen Befund beschreibt schon Sw. Vincent (24), Seite 23: „After treatment with hardening fluids containing bichromate of potassium, they (chromaffine Zellen) shew a tendency to separate from each other, leaving clear spaces between them.“

Diese Spalten sind nun entweder von Bindegewebsfasern ausgekleidet oder sie entbehren eines solchen Wandbelages.

In Fig. 21, Taf. XXII, verläuft zwischen der chromaffinen Zelle a und b eine solche von zwei schwachen bindegewebigen Fäserchen ausgekleidete Spalte (sk. kp[1]).

Am linken oberen Ende der unteren Faser liegt der Querschnitt (qu) einer dritten bindegewebigen Faser. In Fig. 10, Taf. XXII, sind die chromaffinen Zellen 1 und 2 durch einen etwas breiteren Spalt (sk. kp) voneinander geschieden, welcher aber keine bindegewebige Faser enthält. In Fig. 1, Taf. XXI, ist an der rechten oberen Seite ebenfalls ein kleiner, vom Bindegewebe vollständig ausgekleideter Spalt (sk. kp) dargestellt. Sind nun diese interzellulären kapillarartigen Spalten

quergetroffen, so können die Querschnitte der lebhaft gefärbten Bindegewebsfibrillen, die bloss als runde, schwarzblaue Punkte erscheinen, typische Schlussleisten vortäuschen.

Häufig enthalten die Querschnitte dieser kapillären Spalten nur zwei, seltener mehrere solcher Punkte. Es kommt aber auch vor, dass die bindegewebigen Fäserchen der benachbarten chromaffinen Zellen sich streckenweise unmittelbar aneinander legen, so dass dann in der Lücke scheinbar nur ein einziges quergetroffenes Fäserchen aufzufinden ist. Dieses verläuft entweder der Wand der Lücke angeschmiegt, oder in ihrem Zentrum. Im letzteren Falle sieht man dann ohne weiteres, dass es sich um „Schlussleisten“ nicht handeln kann.

Trachten wir, uns über den morphologischen Charakter dieser interzellulären Lücken und Spalten Klarheit zu verschaffen, so muss ich folgendes hervorheben. Um Schrumpfungsprodukte kann es sich in diesen Fällen auf keinen Fall handeln. Erstens waren sämtliche Präparate, in welchen die fraglichen Strukturen beobachtet wurden, stets sorgfältigst in der Mischung Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1 fixiert gewesen. Nur ganz vereinzelte chromaffine Zellen zeigten dabei ausnahmsweise hier und da unwesentliche Schrumpfungen. Gerade jene Zellen, welche die interzellulären Längsspalten begrenzten, zeigten einen tadellosen Erhaltungszustand. Sie erfüllten, ohne die geringsten Schrumpfungen, die bindegewebigen Lücken, in welchen sie lagen, vollständig. Es ist auch in Fig. 21, Taf. XXII, zu sehen, wie die feinen bindegewebigen Fäserchen ohne die geringste Abhebung den chromaffinen Zellen aufliegen. So kommt es, dass die Spalten, mögen sie nun durch Bindegewebe ausgekleidet sein oder nicht, von scharfkantigen und ungeschrumpften chromaffinen Zellen umgeben werden. Weitere Gründe, die mich zu der Annahme bestimmen, dass diese interzellulären Spalten nicht als Kunstprodukte, sondern, um es gleich zu sagen, als Sekretkapillaren ähnliche, wenn nicht gleichwertige, Strukturen aufgefasst werden müssen, sind schliesslich noch ihr relativ häufiges Vorkommen und der Umstand, dass sie sich ohne Unterbrechung in die interzellulären, mehr unregelmässig geformten Hohlräume verfolgen lassen. Sie bilden dann häufig ihre unmittelbare Ver-

längerung. In Fig. 21, Taf. XXII, setzte sich die zwischenzellige vakuolenartige Lücke bei der geringsten Verstellung der Mikrometerschraube direkt in den kapillaren Spalt (sk. kp[1]) fort. Ebenso sieht man deutlich, wie zwischen die Zelle (c) und die Kapillare (gelbes Feld) sich als unmittelbare Fortsetzung des Hohlraumes eine ganz schmale längsverlaufende und von Bindegewebe begrenzte Spalte (sk. kp[2]) fortsetzt. Dies Verhalten kann stellenweise noch viel deutlicher werden. In Fig. 13, Taf. XXII, begrenzen die Nebenniere (nb) und zwei chromaffine Zellen (a. b.) ein aus mehreren Lücken zusammengesetztes Hohlraumsystem. Von den Lücken ist hier nur die grösste eingezeichnet worden, weil die anderen in einer höheren Ebene lagen. Diese Lücke setzt sich nach links unten in einen ziemlich breiten von Bindegewebe ausgekleideten Spalt (sk. kp[1]) fort, der zwischen der Nebenniere und der einen chromaffinen Zelle weiter verläuft. Bei Verstellung der Mikrometerschraube öffnet sich diese vakuolenartige Lücke auch in den kapillaren Spalt (sk. kp[2]), der sich dann seinerseits nach oben zu verlängert. Der Spalt (sk. kp[1]) hat hier schon den Durchmesser einer Blutkapillare. Ich konnte aber mit aller Bestimmtheit feststellen, dass es sich nicht um eine solche handelte. Dieser Längsspalt bildete vielmehr die unmittelbare Fortsetzung des bindegewebigen zwischenzelligen Wabenwerkes.

Zum Schlusse will ich hier noch erwähnen, dass die Entscheidung, ob man es mit zwischenzelligen Lücken oder aber mit solchen vakuolenartigen Hohlräumen zu tun hat, die innerhalb der Zellen selbst gelegen sind, nicht immer leicht, manchmal sogar unmöglich wird. Die intrazellulären Vakuolen liegen häufig in der äussersten Zellperipherie, wie dies später noch ausführlicher besprochen werden wird. Sie sind dann häufig nur durch eine äusserst dünne, ein bis zwei Reihen Zellgranula enthaltende Plasmalage von dem interzellulären Gangsysteme geschieden. (Vergl. in Fig. 13, Taf. XXII, die in der untersten Peripherie der Zelle b gelegene grosse Vakuole und Fig. 2, Taf. XXI, die braune, kernlose chromaffine Zelle in der Mitte der Zeichnung.) Im letzteren Falle sitzt die Vakuole im äussersten Ende der birnförmig gestalteten Zelle. Je nach der Schnittrichtung kann es nun vorkommen, dass der schmale, die Vakuolen umgebende protoplasmatische Wandbelag nur sehr schwer zu erkennen ist.

Eine andere Frage ist nun die nach der funktionellen Bedeutung dieses interzellulären weitverzweigten und vielfach zusammenhängenden Hohlraumsystems. Vor allem ist seiner morphologischen Zusammensetzung nach mit Sicherheit auszuschliessen, dass es sich um Kapillaren handelt. Diese in Frage stehenden Lücken und Spalten enthielten ferner niemals rote Blutkörperchen, während benachbarte Kapillaren strotzend mit Blut gefüllt waren, auch fand ich niemals in ihrer Wand typische Endothelkerne. Die Lücken und Spalten waren entweder vollständig leer oder mit einer weisslichen, durch das Nigrosin stellenweise leicht blaugrau gefärbten, homogenen, Masse erfüllt. Es gelang mir wenigstens nicht — selbst mit den stärksten Vergrösserungen — auch nur eine leichte Granulierung des Inhaltes nachzuweisen.

Betrachten wir die allgemeine Anordnung des zwischenzelligen Gang- und Wabensystems übersichtlich, so glaube ich, dass man auf diese Weise am ehesten zu einer bestimmten Vorstellung über seinen geweblichen Charakter gelangen kann. Man beobachtet öfters, dass die intrazellulären Vakuolen sich direkt in das zwischenzellige Gangsystem öffnen. In Fig. 13, Taf. XXII, verschwindet bei der geringsten Verstellung der Mikrometerschraube der schmale, nur zwei Granulareihen enthaltende, protoplasmatische Randsaum und es mündet die grosse, in der untersten Zellperipherie befindliche Vakuole direkt in das zwischenzellige Wabenwerk. Ich habe die Zelle (b) absichtlich bei jener Einstellung gezeichnet, bei welcher die schmale, trennende Protoplasmabrücke scharf zu sehen war, um zu zeigen, wie dünn ein solcher Wandbelag der Vakuolen sein kann. Von solchen Stellen aus, an denen die binnenzelligen Vakuolen nach aussen münden, sind dann die interzellulären Spalten häufig bis an die Kapillaren und Venen zu verfolgen. Diese Blutgefässe werden dann streckenweise von den im Bindegewebe gelegenen Vakuolen und Spalten zum Teile oder aber vollkommen eingehüllt. Es ist mir aber niemals gelungen einen sicheren Zusammenfluss der letzteren mit dem Blutgefäss-Systeme nachzuweisen. Ich stelle aber einen solchen damit nicht in Abrede, da nur gelungene Injektionspräparate eine sichere Entscheidung herbeiführen können.

Ich stelle mir nun vor, dass dieses zwischenzellige Gang-

system überall dort, wo die chromaffinen Zellen weiter weg von den Blutgefässen liegen, für die Abfuhr der spezifischen Zellsekrete zu sorgen hat. Wie wir später sehen werden, sind, meiner Meinung nach, die innerhalb der chromaffinen Zellen befindlichen vakuolenartigen Bildungen als Ausdruck einer gesteigerten Zelltätigkeit aufzufassen. An allen denjenigen Stellen, an welchen diese Vakuolen sich direkt in das zwischenzellige Gangsystem öffnen, kann das Zellsekret leicht und ungehindert abfliessen. Ich glaube aber nach meinen Beobachtungen schliessen zu müssen, dass es viel häufiger auf osmotischem Wege in die Sekretbahnen abgegeben wird. Ich bin ferner der Meinung, dass es sich bei den interzellulären Hohlräumen und Spalten um keine präformierten, sondern um vergängliche, dem jeweiligen Funktionszustande der Zellen entsprechende Bildungen handelt. Damit stünde auch im Einklange, dass dieses zwischenzellige Gangsystem erstens in verschiedenen Abschnitten desselben Paraganglion suprarenale, zweitens aber auch bei den einzelnen Vögeln eine verschieden deutliche Entwicklung aufweist. Bei einem einjährigen Hahne erreichte sie ihren Höhepunkt.

Im Gegensatze zum Paraganglion suprarenale konnte ich nur ganz ausnahmsweise zwischen den Zellen der Nebenniere ganz kleine, runde oder mehr längliche Spalten und Lücken beobachten, ohne dass ich imstande wäre, hierfür eine Deutung geben zu können.

Es würde mich nun zu weit vom eigentlichen Gegenstande meiner Arbeit ablenken, wollte ich an dieser Stelle alle jene Autoren anführen, die in neuerer Zeit bei den übrigen Wirbeltieren ein ähnliches zwischen den chromaffinen Zellen gelegenes Gangsystem beschrieben haben. Ich bin nun der Ansicht, dass es sich bei den Vögeln um ähnliche, wenn nicht identische Strukturen handelt.

Die Resultate meiner Untersuchungen sind in kurzer Zusammenfassung folgende:

1. Die Zellen der Nebenniere (Rinde) sind durchaus nicht gleichmässig angeordnet. Nur eine gewisse Anzahl von ihnen bleibt zeitlebens in einem typischen epithelialen Verbande. Von den anderen aber wird jede Zelle für sich von bindegewebigen Fasern umsponnen, welche direkt

von der äusseren Hülle der Zellstränge und Zellgruppen oder jener der Kapillaren und Venen abzweigen.

2. Es besteht fast überall ein ununterbrochener Zusammenhang der endozellulären plasmatischen Wabenwerke benachbarter Zellen der Nebenniere, mögen diese nun durch bindegewebige Fasern getrennt sein oder nicht.

3. Einzelne Zellstränge und auch ganze Gruppen setzen sich ausschliesslich aus solchen vollkommen einheitlichen plasmatischen Netzwerken zusammen, in welchen auch nicht die geringste Andeutung einer Einteilung in einzelne Zellen wahrzunehmen ist. Nur eine undeutliche, reihenförmige Anordnung der Kerne zeigt manchmal an, dass diese Gewebspartien durch Verschmelzung einzelner Zellstränge hervorgegangen sind.

4. Das Gefäss-System des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere (Rinde) ist ein völlig geschlossenes. Die Wand aller Kapillaren und Venen besteht aus einem einfachen Endothel und einer meist dünnen bindegewebigen Faserlage. Nur die Anfänge der Vena suprarenalis sowie diese selbst sind stets von einem reichlicheren adventitiellen Bindegewebe eingehüllt. In diesem finden sich auch spärliche glatte Muskelfasern. Die chromaffinen und auch die Zellen der Nebenniere werden überall dort, wo die perivaskuläre Faserlage eine grössere Stärke besitzt, durch diese von der Gefässwand getrennt. Umgeben dagegen die bindegewebigen Fasern die Kapillaren und Venen nur in einer einfachen Lage, so reichen die Zellen überall dort, wo die Lücken und Spalten in letzterer gross genug sind, bis an das Gefässendothel heran. Aber selbst in jenen Fällen, wo dies nicht der Fall ist, kann sich das Zellsekret leicht zwischen den bindegewebigen Fasern seinen Weg zur Gefässwand bahnen.

5. Die Venen der Nebenniere führen Blut aus dieser und dem Paraganglion suprarenale.

6. Es findet sich durch das ganze Paraganglion suprarenale verbreitet ein interzelluläres Lücken- und Spaltensystem, welches meiner Meinung nach für die Ableitung der von den chromaffinen Zellen ausgeschiedenen Stoffe mit zu

sorgen hat. Ein Zusammenfluss mit den Blutgefässen konnte nicht mit Sicherheit beobachtet werden.

C. Cytologie des Paraganglion suprarenale.

Die chromaffinen Zellen besitzen keine eigene Membran. Ihre Gestalt ist, wie dies auch die verschiedenen Autoren angeben, eine unregelmässige. Eberth (2), Seite 509, sagt: Die Zellen sind „in den medullären Partieen (d. h. „Marksubstanz") mehr polymorphe, meist cylindrische und polygonale Elemente." v. Brunn (1), Seite 627, gibt an: „Die Längsachse sowohl der Markzellenconglomerate wie der einzelnen Zellen geht parallel zum Zuge des Bindegewebes." Nach H. Rabl (20), Seite 518, zeigen die chromaffinen Zellen folgende Formen: „Die echten Markzellen besitzen einen Durchmesser von 0,017—0,019 mm und sind rund bis oval, polygonal oder unregelmässig sternförmig gebildet." Sw. Vincent (24), Seite 23, beschreibt die chromaffinen Zellen wie folgt: „The medullary cell-columns (Pl. XVIII, Fig. 14 me.) are smaller than the cortical, and shew no regular glandular arrangement of the cells. These are considerably larger than the cortical cells and more irregular in shape." R. Minervini (19), Seite 487, der wie schon erwähnt die Epithelzellen der Nebenniere (Rinde) und jene des Paraganglion suprarenale für identische Zellen hält, beschränkt sich bezüglich der chromaffinen Zellen auf folgende ganz allgemein gehaltene Angaben, ohne im geringsten die auffallenden cytologischen Differenzen anzugeben, die zwischen den Zellen der Nebenniere und jenen des Markes bestehen. Minervini sagt: „Dans les préparations traitées par les solutions chromiques, on voit que toute la masse de l'organe a pris une très faible teinte jaune, mais certains cordons seulement sont plus fortement colorés en jaune foncé. Ces cordons spéciaux et groupes de cellules chromophiles sont ordinairement plus petits que les autres et disséminés irrégulièrement de façon à donner aux sections un aspect jaspé, comme si ces éléments plus foncés remplissaient les interstices entre les gros cordons incolores."

Neben polygonalen Zellen liegen mehr rundliche oder längliche, manchmal sind sie ganz unregelmässig geformt. Die chromaffinen Zellen besitzen eben die Gestalt derjenigen bindegewebigen Maschen und Körbe, in welchen sie liegen und welche

sie für gewöhnlich vollkommen ausfüllen. Manchmal sind die Zellen flach und länglich und an einer Seite in einen längeren Fortsatz ausgezogen. Dabei handelt es sich aber nicht um fadenartige Bildungen, sondern der ganze Zelleib verschmälert und verlängert sich an dieser Stelle in der Art eines Fortsatzes. Die Figuren auf Taf. XXI u. XXII enthalten eine kleine Auswahl der verschiedenen Zellformen.

Der Durchmesser der chromaffinen Zellen schwankt in sehr bedeutenden Grenzen. Infolge der ganz unregelmässigen Gestalt der chromaffinen Zellen müsste man eigentlich, um sich eine annähernd richtige Vorstellung von ihrer Grösse bilden zu können, stets für ein und dieselbe Zelle viele Durchmesser angeben. Ich beschränke mich daher auf die blosse Mitteilung, dass die grössten von mir gemessenen Durchmesser 0,016—0,017 mm betrugen. H. Rabl (20) Seite 518, gibt solche von 0,017—0,019 mm an.

Bei Besprechung der Verteilung des Bindegewebes haben wir gesehen, dass die allermeisten chromaffinen Zellen einzeln vom Bindegewebe umsponnen werden. Trotzdem grenzen sie in den Lücken der perizellulären Gitter epithelartig aneinander. Bei einer Anzahl von Zellgruppen machte es aber den Eindruck, als ob die Zellen ohne ein trennendes Zwischengewebe in mehr minder breiter Ausdehnung aneinander stossen würden. Auch der syncytiale Aufbau gewisser Abschnitte des Paraganglion suprarenale wurde bereits genauer geschildert, ebenso die zwischen den Zellen verteilten Sekretspalten und Lücken. Ich verweise daher auf die betreffenden detaillierten Angaben.

Bei einem einjährigen Hahne fand ich häufig eine ganz eigentümliche Verbindungsart zweier benachbarter chromaffiner Zellen. Die kleinere von beiden schob sich mehr minder weit in eine in der Peripherie der anderen Zelle gelegene halbkreisförmige Ausbuchtung vor (Fig. 12, Taf. XXII). Fast regelmässig war die kleinere Zelle leuchtend gold- oder mehr strohgelb und deutlich granuliert, die grössere dagegen schmutzig grün- oder bräunlichgelb; ihre Granulierung erschien häufig verwischt. Manchmal war die kleine gelbe Zelle so weit in die grosse eingelagert, dass sie fast an ihrer ganzen Peripherie von der letzteren umgeben wurde. Ich war niemals imstande, zwischen den zwei Zellen Bindegewebsfasern aufzufinden. Die Schnitte, in welchen ich diese eigentümliche Anordnung beobachtete, waren 5 μ dick

und enthielten fast überall nur eine Zellage. Es war mit aller Bestimmtheit auszuschliessen, dass es sich hier um eine gegenseitige Überlagerung der Zellen handelte. Ich brauche wohl erst nicht zu erwähnen, dass an manchen Stellen ähnliche Bilder auch auf die letztere Art zustande kommen können.

Durch alle chromhaltigen Fixierungsgemische werden die chromaffinen Zellen des Paraganglion suprarenale lebhaft gelb gefärbt. Es bleibt da ganz gleich, ob man reines 3°/o Kaliumbichromat oder die Müllersche Flüssigkeit oder aber beide mit einem Zusatze von Formol verwendet. In solchen Schnitten, die nicht anderweitig nachgefärbt wurden, machten sich wohl in der Intensität und Nüance der gelben Farbe der einzelnen Zellen gewisse Unterschiede bemerkbar, niemals aber färbten sich die Zellen ausgesprochen braun. Bloss bei den Hühnern und den Tauben machen manche Zellen insofern eine Ausnahme, als sie verschieden viele ganz spezifische Granula enthalten, die sich im Gegensatze zu dem übrigen Zellinhalte, der lebhaft gelb bleibt, intensiv braun färben. Meist sind diese Granula nicht so zahlreich, dass man berechtigt wäre von braunen Zellen zu sprechen. Nur spärliche Zellen sind von diesen braunen Granulis so dicht erfüllt, dass auf sie die obige Bezeichnung angewendet werden könnte. Die gelbe Farbe der chromaffinen Zellen ändert sich aber in auffallender Weise, sobald man die Schnitte mit den verschiedenen Kern- und Plasmafarbstoffen nachfärbt. Davon soll später die Rede sein.

Bevor ich nun das oben erwähnte eigentümliche Vorkommen der braunen Granula beschreibe muss ich hier erwähnen, dass die verschiedenen Autoren bezüglich der Färbung der chromaffinen Zellen in Chromatlösungen bald von gelben und bald von braunen Zellen sprechen. So erwähnt v. Brunn (1) auf S. 625: „Diese sog. Rindensubstanz ist in Strängen, die ungeordnet, etwa wie die Tubuli contorti der Niere, erscheinen, gleichmässig durch das ganze Organ verbreitet, während die braun gefärbte Substanz in den zwischen diesen Strängen freibleibenden Räumen liegt, ebenso durch das ganze Organ verbreitet.“ Eberth (2) drückt sich auf S. 513 folgendermassen aus: „Beim Menschen erfolgt nur eine leichte Bräunung gegenüber der intensiven Färbung bei dem Rind, Schwein, Hund, der Katze, dem Igel, Meerschweinchen, Kaninchen, der Maus und Ratte, der Taube, Ente, dem Huhne,

der Schildkröte und Eidechse, dem Frosch und Salamander." H. Rabl (20) gebraucht auf S. 518 den Ausdruck gelblich-braun: „. . . . der Zelleib färbt sich intensiv mit Kernfärbemitteln und gelblich-braun in Chromsäure und chromsauren Salzen." Sw. Vincent (24) wieder spricht nur von einer braunen Färbung: „The most distinct feature of these cells is the brown pigmentation which occurs after such treatment" (bichromate of potassium). Die betreffende Stelle aus R. Minervinis (19) Arbeit S. 487 lautet: „. . . . mais certains cordons seulement sont plus fortement colorés en jaune foncé. Ces cordons spéciaux et groupes de cellules chromophiles . . . ."

Die gelbe Farbe der chromaffinen Zellen ist in erster Reihe an die Granula, dann aber auch an das spärliche zwischen ihnen verteilte eigentliche Plasma gebunden. Die Granula sind kleine, runde, meist scharf begrenzte und stark lichtbrechende Kügelchen oder Körnchen, seltener mehr unregelmässige Bröckchen. Die allermeisten Granula sind fast gleich gross; etwas grössere sind öfters unter den kleineren ganz unregelmässig verstreut. Die Granula liegen für gewöhnlich so dicht beisammen, dass es den Anschein hat, als ob die chromaffinen Zellen ausschliesslich von ihnen erfüllt würden. Durch Anwendung der Fixierungsgemische von Carnoy, absolutem Alkohol oder Sublimat-Kochsalz werden stets verschieden viele Granula aus den chromaffinen Zellen extrahiert. Hier sieht man nun, dass sich zwischen den Granulis noch eine dünne Schichte Protoplasma in Gestalt feinster Fädchen (fixiertes Präparat!) ausspannt. Diese können selbst wieder in allerfeinste staubartige Körnchen zerfallen.

Nicht alle chromaffinen Zellen sind gleich deutlich granuliert. Aber selbst in jenen Zellen, welche auf den ersten Blick wenig oder keine Granula zu besitzen scheinen, waren diese bei starker Abblendung, wenn auch nur sehr verschwommen, wahrzunehmen (Fig. 10 u. 12, Taf. XXII). Völlig granulafreie Zellen habe ich bei keiner Fixierungsmethode aufgefunden, dagegen findet stellenweise eine Einschmelzung der Granula statt. Dieser Vorgang wird später ausführlich besprochen werden. Bezüglich der Deutlichkeit in der Granulierung der chromaffinen Zellen siehe folgende Figuren. In Fig. 2, Taf. XXI, sind die braunen Zellen entschieden deutlicher als die gelben granuliert. (In der Reproduktion der Zeichnung ist dies nicht so deutlich zu sehen.)

Dieser Schnitt wurde nach Hansen gefärbt. Die braune Farbe vieler chromaffinen Zellen ist aber nur eine Mischfarbe zwischen ihrem ursprünglichen Gelb und dem Rot des Säurefuchsins. Vergl. auch Fig. 3, Taf. XXI, Zelle 4 u. 2, ebenso Fig. 10, 11, 12, Taf. XXII. Die Fig. 1, Taf. XXI, ferner Fig. 6, 7, 9, Taf. XXII, zeigen, dass auch die gelben Zellen von deutlichen Granulis durchsetzt sind.

Wurden die chromaffinen Zellen in der Mischung Müllersche Flüssigkeit 9: Formol 1 gut fixiert (andere Gemische wurden diesbezüglich nicht angewendet), dann bewirkt auch tagelanges Liegen der Schnitte in Chloroform oder Benzin bei einer Temperatur von 40° C. im Brutschranke, oder absolutem Alkohol und Aether absolut bei 20° R. Zimmertemperatur nicht die allergeringste Veränderung im Aussehen oder der Gelbfärbung der chromaffinen Zellen.

Eine verschieden grosse Anzahl von Granulis kann, wie schon oben erwähnt, während des Lebens eine Einschmelzung erfahren. Das Plasma vieler chromaffiner Zellen ist nämlich — auch bei Fixierung der Präparate in Müller, oder Kaliumbichromat-Formol — von einer verschieden grossen Anzahl leerer vakuolenartiger Hohlräume durchsetzt. Der Einfachheit halber will ich diese als Vakuolen bezeichnen und vor allem ihr morphologisches Verhalten und ihre Verteilung genauer schildern. Das Vorkommen der Vakuolen ist durchaus nicht an bestimmte Abschnitte des Zellplasmas gebunden, sie sind vielmehr ganz unregelmässig im Zellinnern verstreut. Fig. 11, Taf. XXII. Manche Zellen enthalten eine so grosse Anzahl von diesen Vakuolen, dass das Plasma nur als ein dünner Wandbelag zwischen den letzteren aufgespart bleibt. Dadurch werden die betreffenden Zellen oft bis zur Unkenntlichkeit verändert. Öfters legen sich einzelne Vakuolen unmittelbar an den Kern, dabei kann es vorkommen, dass letzterer eine seichte Einbuchtung besitzt, in welche die Vakuole eingebettet ist. Fig. 2, Taf. XXI, Vak 5. Vergl. auch Fig. 13, Taf. XXII. Die chromaffine Zelle b. enthält in ihrer oberen Hälfte drei nebeneinander liegende, nur durch ganz dünne Plasmaschichten voneinander getrennte, mehr länglich-ovale Vakuolen. Die unterhalb des Kernes befindliche Vakuole ist länglich und entstand allem Anscheine nach durch die Vereinigung dreier nebeneinander liegenden Vakuolen. Diese grosse Vakuole

überlagerte bloss den Kern, ohne ihn im geringsten einzubuchten. Die punktierte Linie, die am oberen Rande die Vakuole überschneidet, gibt bei veränderter Einstellung die unteren Kerngrenzen an.

Die Vakuolen sind entweder vollkommen leer und dann rein weiss, oder aber sie sind von einem homogenen Inhalte erfüllt, der entweder fast farblos ist, häufiger aber die jeweilige Farbe des Plasmas zeigt. Vergl. Fig. 6, 7, 9, 10, Taf. XXII. Die sämtlichen kleinen kreisrunden Vakuolen sind von einer homogenen gelben oder schmutzig grünen Substanz erfüllt. Die Grösse der einzelnen Vakuolen schwankt bedeutend. Es bestehen zwischen den allerkleinsten, die kaum wahrnehmbar sind (Fig. 12, Taf. XXII, zwei kleine weisse Vakuolen in der Zellmitte) und den ganz grossen, die den Kern sogar an Ausdehnung übertreffen können, alle möglichen Übergänge. Viele Zellen enthalten ausschliesslich die kleinen, andere wieder nur die grossen Vakuolen. Sehr häufig findet man die verschiedensten Vakuolen in ein und derselben Zelle. Sämtliche Vakuolen sind scharf begrenzt und entbehren einer eigenen Wand.

Wie entstehen nun diese Vakuolen im Innern der chromaffinen Zellen? Die Antwort auf diese Frage kann ich nur in Form einer subjektiven Anschauung geben. Betrachten wir die kontinuierliche Reihe, die man ohne weiteres von den allerkleinsten bis zu den grössten Vakuolen aufstellen kann, dann drängt sich einem ganz von selbst die Vermutung auf, dass erstere den morphologischen Ausdruck für die Anfangs-, letztere aber für die vorgeschrittenen Stadien einer spezifischen Zelltätigkeit bilden. Die im Plasma verteilte tropfenartige Substanz, durch deren Fehlen eben die Vakuolen zustande kommen, besitzt offenbar eine ähnliche chemische Zusammensetzung wie das Plasma selbst, da sie dieselben Farbenreaktionen gibt. (Fig. 6, 7, 9, 10, Taf. XXII.) Die kleinsten Vakuolen sind oft nur so gross, dass nur zwei bis drei Zellgranula in ihnen enthalten sein könnten. Wenn sie mit einem dem Plasma gleichgefärbten Inhalte erfüllt sind, entgehen sie leicht der Beobachtung. Kleine und grosse Vakuolen liegen häufig unmittelbar nebeneinander. An der Grösse und Form vieler Vakuolen ist es leicht erkenntlich, dass sie durch eine Vereinigung benachbarter Vakuolen hervorgegangen sind. (Fig. 13, Taf. XXII.) Es wäre aber noch ein anderer Entstehungsmodus

der grösseren Formen auf die Weise denkbar, dass im Umkreise der kleineren Vakuolen eine konzentrisch fortschreitende Einschmelzung der Zellgranula stattfände. Man könnte mir hier den Einwand machen, und ich selbst habe auch schon daran gedacht, dass die Granula bei Bereitung der fraglichen Tropfen gar nicht aufgelöst zu werden brauchten. In diesem Falle würden aber die Granula durch die zwischen sie ausgeschiedene Substanz auseinander gedrängt werden und in der Peripherie der Vakuolen besonders dicht angehäuft sein, was niemals der Fall war. Nur diejenige Lage von Granulis, welche den Vakuolen unmittelbar anliegt, färbt sich manchmal etwas lebhafter und täuscht so eine eigene Wandschichte vor.

Vergleiche ich meine sämtlichen Befunde, dann komme ich zu der Überzeugung, dass von den chromaffinen Zellen durch Einschmelzung einer verschiedenen Menge von Granulis spezifische Stoffe gebildet werden, die in Gestalt grösserer oder kleinerer Tropfen in den Zellen ganz unregelmässig verteilt sind. Diese Substanz fehlt häufig im fixierten Präparate. Diese Stellen erscheinen im mikroskopischen Bilde als rein weisse, scharf kontourierte, vakuolenartige Hohlräume.

Ich kann keine näheren Angaben über die chemische Zusammensetzung dieser Sekrettropfen machen, ich will nur nochmals hervorheben, dass sie sich fast stets genau so wie das übrige Plasma resp. die Granula färben. Als eine weitere Stütze für meine Anschauung möchte ich die Tatsache anführen, dass diese intrazellulären Vakuolen sich öfters in das zwischenzellige Gangsystem direkt öffnen, das meiner Ansicht nach zur Ableitung der Zellsekrete dient. (Vergl. Seite 619.)

Wenn auch eine grosse Anzahl von chromaffinen Zellen von diesen Sekrettropfen durchsetzt ist, so ist das Vorkommen der letzteren doch kein so gesetzmässiges, um daraus den Schluss ziehen zu dürfen, dass dies die einzige Art sei, auf welche die chromaffinen Zellen ihr Sekret bilden. Ich bin vielmehr der Meinung, dass dies häufiger noch auf eine mikroskopisch nicht wahrnehmbare Art durch Abgabe flüssiger Stoffe stattfindet. Die Einlagerung der tropfenartigen Substanz würde nur den morphologischen Ausdruck einer ganz spezifisch differenzierten Tätigkeit einer beschränkten Anzahl chromaffiner Zellen darstellen. Ich muss

noch an dieser Stelle erwähnen, dass ich öfters im Innern der grossen Venen des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere in gehäufter Menge Granula vorfand, die jenen der chromaffinen Zellen sehr ähnlich waren.

Und nun gehe ich über zur Beschreibung des früher erwähnten Befundes dunkelbrauner Granula im Innern der chromaffinen Zellen von Hühnern und Tauben. — Siehe Fig. 3, Taf. XXI. Diese vier Zellen entstammten dem Paraganglion suprarenale einer alten Henne. Der Schnitt wurde nach der Methode von Mallory-Stöhr gefärbt. Das Bindegewebe nahm dabei eine viel hellere blaue Farbe, als bei der Methode von Freeborn an. Sämtliche chromaffine Zellen waren mehr minder intensiv gelbgrün. In der Zelle 2 und 3 liegt in der Nähe des Kernes je ein stumpf dreieckiges goldgelbes Feld (f_1 und f_2), welches eine Menge verschieden grosser, mehr minder lebhaft braun gefärbter Granula enthält. Diese Felder befinden sich durchaus nicht immer in der Nähe des Kernes wie in Zelle 1, 2 und 3. Fig. 4 z. B. ist der periphere Abschnitt einer chromaffinen Zelle, der weiter vom Kern entfernt, ein Häufchen der braunen Granula enthielt. Häufig ist nur ein einziges gelbes Feld, ebenso oft aber zwei oder mehrere in ein und derselben Zelle vorhanden. Im letzteren Falle sind die Felder kleiner (Fig. 3, Taf. XXI, Zelle 3).

Bei der Anwendung verschiedener Kernfarbstoffe, durch welche das Plasma sich lebhaft färbt, bleiben diese Felder stets goldgelb oder schwach gelblichweiss und die in ihnen enthaltenen Granula braun. Nach der Färbung mit Hämatoxylin Delafield, Mallory, ferner mit dem Freebornschen Gemische treten diese Felder besonders schön hervor. Extrahiert man die nach Heidenhain mit Hämatoxylin-Eisenalaun tief schwarz gefärbten Schnitte sehr langsam, so erscheinen diese Felder bereits zu einer Zeit, zu welcher das übrige Plasma noch schwärzlich geblieben ist. Bei Nachbehandlung der Schnitte mit Plasmafarben färbten sich diese Felder gewöhnlich mit, und nur bei Anwendung von Cochenille-Alaun bewahrten sie teilweise ihre gelbe Farbe. Einige Felder wurden auch durch das Hämatoxylin (Delafield) schwach grünlich gelb.

Die einzelnen gelben Felder enthalten eine sehr verschiedene Anzahl von Granula. Diese sind entweder gleich gross oder aber es liegen mitten unter den kleinen Körnchen bedeutend grössere.

mehr unregelmässige Bröckchen. Die braunen Granula sind für gewöhnlich merklich grösser als die übrigen typischen Zellgranula. doch überschreiten manche von den ersteren nicht die Grösse der letzteren. Oefters lagen die gruppenweise gehäuften braunen Granula in vakuolenartigen Hohlräumen. Der gelbe, von den Granulis durchsetzte Inhalt hatte sich von der Wand der Vakuole gewissermassen zurückgezogen. (Fig. 3, Taf. XXI, Zelle 4.) Die braunen Granula sind sehr stark lichtbrechend und leuchten bei einer gewissen Einstellung in einer goldgelben Farbe auf. Die gelben Felder zeigen öfters zwischen den braunen Granula keine eigene Struktur. Häufig aber sind sie nur scheinbar ohne eine solche. Viele der gelben Felder enthalten nämlich ausser den braunen Granula noch eine verschieden grosse Anzahl goldgelber Tröpfchen, die, wenn sie dicht beisammen liegen, leicht eine homogene gelbe Grundsubstanz vortäuschen. Auch dadurch kann das Bild einer solchen hervorgerufen werden, dass die tiefer liegenden Granula bei scharfer Einstellung der oberen Schichte als goldgelbe winzige Kreise erscheinen. Es gibt nun eine ganze Anzahl von chromaffinen Zellen, welche keine goldgelben Felder enthalten, in welchen aber verschieden viele rostbraune Granula ganz unregelmässig im Zellinnern verstreut sind. (Fig. 1, Taf. XXI. Die chromaffinen Zellen in der Mitte). Aber auch im Plasma jener Zellen, die von den gelben Feldern durchsetzt sind, findet man entweder in der Nähe der letzteren oder weiter von ihnen entfernt die braunen Granula. (Fig. 3, Taf. XXI, Zelle 1, 2, 3.) Diese im Plasma verstreuten einzelnen Granula möchte ich als freie Granula bezeichnen.

Das Plasma der chromaffinen Zellen besitzt eine lebhafte Affinität zu den verschiedensten Kern- aber auch Plasmafarbstoffen. Es wurden an Schnitten von in Müller- oder Kaliumbichromat-Formol und Sublimat-Kochsalz fixierten Paraganglien mehrerer Hühner, Tauben, einem Kreuzschnabel und einer Amsel stets folgende Farbstoffe ausprobiert. Kernfarbstoffe: Hämatoxylin (Delafield, Mallory, Heidenhain), Bismarckbraun, Thionin, Methylgrün, Saffranin, Cochenille-Alaun.

Plasmafarbstoffe: Bleu de Lyon, Pikrinsäure, Goldorange, Eosin, Neutralrot, Säurefuchsin (1 : 500 Aq.), Gemisch von Ehrlich, Biondi oder R. Heidenhain, Triacid (Mayer), dies letztere nur bei einem Huhne.

Bei allen Paraganglia suprarenalia war die Reaktion eine gleiche, auch die ausserhalb gelegenen Paraganglien zeigten dieselben Farbennüancen. Die einzelnen chromaffinen Zellen desselben Paraganglion suprarenale, oft ein und desselben Stranges, färben sich in sehr verschiedenem Grade mit den einzelnen Farbstoffen. Die infolge dieses Umstandes erzielten Bilder lassen an Mannigfaltigkeit nichts zu wünschen übrig. Entweder besitzen grössere oder kleinere Zellbezirke eine mehr gleichmässige Farbe, oder aber es wechseln in bunter Reihenfolge stärker und schwächer gefärbte Zellen miteinander ab. Manchmal liegen einzelne ganz besonders intensiv gefärbte Zellen mitten unter ganz schwach tingierten. Die schönsten diesbezüglichen Präparate erzielt man bei Nachfärbungen mit Hämatoxylin (Delafield, Mallory, Heidenhain). Die chromaffinen Zellen färben sich wohl im grossen ganzen lebhafter mit den Kern-, als mit den Plasmafarbstoffen, aber auch mit letzteren erreicht man prachtvolle Bilder, die häufig denen mit Kernfarbstoffen hervorgebrachten nicht nachstehen. Sowohl bei der Anwendung von Kern- als auch Plasmafarbstoffen findet man stets eine Anzahl von Zellen, die sich fast gar nicht gefärbt haben und daher mehr minder rein gelb geblieben sind. Sig. Mayer (18) hat in einer interessanten Arbeit von der Reaktion der chromaffinen Zellen bei Amphibien nach Fütterungsversuchen mit Neutralrot berichtet. Durch seine und Kohns (10) Angaben beeinflusst, versuchte ich dem soeben getöteten Vogel entnommene Stükchen des Paraganglion suprarenale und des Plexus coeliacus mit einer durch Neutralrot nur ganz schwach gefärbten Kochsalzlösung (0,75%) zu färben. Im Zupfpräparate verschleiern die massenhaften gelben Tröpfchen und Granula das Bild und es gelingt nur schwer, schön gefärbte chromaffine Zellen zu entdecken. Dagegen waren die im Plexus coeliacus enthaltenen Zellen schön rot gefärbt. Aber auch in den Schnitten fixierter Präparate (Müller-Formol) bekommt man mit derselben dünnen Lösung, je nachdem man kürzer oder länger färbt (bis 24 Stunden), eine prachtvolle Tingierung des Plasmas und auch vieler Kerne. Die Eigenschaft einer Anzahl von chromaffinen Zellen, die Farbstoffe in sehr verschiedenem Maße aufzunehmen, tritt in einer auffallenden Weise in solchen Präparaten hervor, die mit irgend einer Säurefuchsin enthaltenden Mischung, in erster Linie mit der von Hansen angegebenen Säurefuchsin-

Pikrinsäurelösung behandelt wurden (Fig. 2, Taf. XXI). Man sieht hier, wie neben den hellgelben Zellen, deren Eigenfarbe durch die Pikrinsäure oft noch viel intensiver wurde, bräunlichgelbe oder braunrötliche liegen, die im Gegensatze zu den ersteren eine gesteigerte Affinität zu dem Säurefuchsin aufwiesen. Diese braunrote Färbung des Plasmas kann aber wieder durch Waschen der Präparate in Leitungswasser oder schwachem 30% Alkohol vollständig entfernt werden, selbst wenn man dazu ältere Präparate nimmt, die schon Monate in Xylol-Canadabalsam eingeschlossen waren. Ebenso verblassen die mit Eosin und Neutralrot erzielten Färbungen von selbst nach längerer Zeit.

An einem mit Cochenille-Alaun durchgefärbten und einige Jahre im Alkohol (96%) aufbewahrten Paraganglion suprarenale eines Kätzchens machte ich ebenfalls die Beobachtung, dass die chromaffinen Zellen wieder vollständig hellgelb geworden waren.

Ich glaube daraus schliessen zu dürfen, dass es sich bei den verschiedenen Färbungen der chromaffinen Zellen weniger um eine chemische Bindung der betreffenden Farbstoffe, sondern vielmehr um einen physikalischen Vorgang handeln muss.

Die Kerne der chromaffinen Zellen zeigen in bezug auf ihre Grösse, Form und Struktur ebenfalls merkliche Verschiedenheiten. Entweder sind sie rund, oder mehr oval, dann wieder länglich elliptisch, seltener mehr unregelmässig. (Vergl. die sämtlichen Figuren auf Taf. XXI u. XXII). Ihre Durchmesser schwanken zwischen 0,004—0,008 mm. Im ganzen wurden weit über hundert ganz genaue Messungen bei verschiedenen Vögeln vorgenommen. Die Kerngrössen bleiben sich bei den verschiedenen Vögeln aller Arten innerhalb der angegebenen Grenzwerte gleich. Nur bei einem einjährigen Hahne erreichten viele Kerne eine Ausdehnung von 0,008—0,009 mm. Als Beispiel seien hier einige Kernmassen angeführt:

Kern	(a).	0,004—0,004	mm
„	(b).	0,004—0,005	„
„	(c).	0,004—0,006	„
„	(d).	0,005—0,005	„
„	(e).	0,005—0,006	„
„	(f).	0,006—0,008	„
„	(g).	0,008—0,008	„

Die grossen Kerne sind deutlich konturiert und besitzen entschieden eine sog. Kernmembran. Sie enthalten ein oder zwei, seltener mehrere grosse Kernkörperchen. Gewöhnlich liegt das letztere, wenn es in der Einzahl vorhanden ist, mehr im Innern des Kernes, es kann aber auch der Kernmembran mehr genähert sein, oder ihr direkt anliegen. Die kleineren Chromatingranula sind ganz unregelmässig im Kerninnenraum verstreut, manchmal liegen sie perlschnurartig an der Kernmembran. Zwischen den Chromatingranula befindet sich für gewöhnlich eine nur ganz schwach gefärbte, wolkig-staubige, aufs feinste granulierte, oder aber leicht fädige Masse. Stellenweise fehlt in manchen Kernen ein wahrnehmbarer Inhalt. Viele der grossen Kernkörperchen sind sehr stark lichtbrechend und erscheinen bei einer bestimmten Einstellung als dunkelgelbe häufig deutlich konturierte oder von feinsten Körnchen begrenzte Felder. In den Fig. 1 u. 2, Taf. XXI, und Fig. 12, Taf. XXII sind die meisten Kernkörperchen bei dieser Einstellung gezeichnet.

Die kleinen Kerne sind oft gar nicht scharf kontouriert und mit einer sich lebhaft färbenden mehr homogenen Substanz zwischen den Chromatinbrocken erfüllt. Sie besitzen öfters eine ganz unregelmässige Gestalt (Fig. 17 Taf. XXII). Diese chromaffine Zelle war genau so gefärbt und granuliert wie jene in Fig. 19, Taf. XXII. Da es sich mir in diesem Falle hauptsächlich um die Kernform handelte, so habe ich die Zeichnung so vereinfacht. Der genau so wie in Fig. 10 lebhaft graublau gefärbte Kern besass eine ganz unregelmässige Gestalt und an seiner oberen Peripherie eine Delle. Von einer Innenstruktur war nichts wahrzunehmen. In seiner Nähe lag im Plasma ein runder, genau so wie der Kern, nur etwas schwächer gefärbter Körper, der die Grösse und Gestalt eines grossen Kernkörperchens hatte. Ich kann nicht sagen, um was für eine Bildung es sich da handelt, muss aber erwähnen, dass ich solche runde Körper öfters in der Nähe der kleinen Kerne beobachtet habe. Die kleinen Kerne färben sich häufig so intensiv, dass von ihrer Innenstruktur gar nichts oder doch nur sehr wenig zu sehen ist. Vergl. Fig. 15, 16, Taf. XXII. Diese Zellen glichen vollkommen der in Fig. 17 abgebildeten. Alle drei Figuren waren nach der Methode von Freeborn gefärbt und entstammten dem Paraganglion suprarenale des einjährigen Hahnes. Manche von den grösseren Kernen

besitzen ebenfalls, nach einer Färbung mit Hämatoxylin Delafield, Mallory oder dem Gemische von Freeborn, auch wenn sie nur schwach tingiert sind, eine verwaschene Struktur. Vergl. Fig. 6, 7, 9 (Paraganglion suprarenale einer erwachsenen Henne; Färbung nach Freeborn). Ganz besonders schön tritt diese Erscheinung in solchen Schnitten auf, die nach Hansen, dann aber auch mit sämtlichen anderen, Säurefuchsin enthaltenden Gemischen gefärbt wurden. Sehr viele Kerne werden dabei intensiv rot (Fig. 2 Taf. XXI). Bei den am meisten tingierten Kernen ist eine Innenstruktur kaum oder gar nicht wahrzunehmen. Es kann dies aber in derselben Weise auch bei den nur schwach rötlichen Kernen der Fall sein.

Eine verschiedene Anzahl von Kernen besitzt die merkwürdige Eigenschaft, sich mit den verschiedenen Plasmafarbstoffen lebhaft zu tingieren. Hier will ich noch erwähnen, dass ich bei keinem Vogel Teilungsfiguren im Paraganglion suprarenale auffinden konnte.

Es fragt sich nun, ob aus der verschiedenen Beschaffenheit des Plasmas und der Kerne ein Rückschluss auf den physiologischen Zustand der einzelnen chromaffinen Zellen gezogen werden kann. Hier unterstützen mich die Befunde, die ich an dem Paraganglion suprarenale einer ausgewachsenen Taube erhob, die während zweier Tage hungern gelassen wurde. Alle chromaffinen Zellen waren in hohem Masse geschrumpft, oft bildeten sie nur dünne, längliche Protoplasmabrücken. Fast alle Kerne waren klein und enthielten nur selten grössere Kernkörperchen. Ausnahmsweise nur fand ich die grösseren Kernformen. Alle Kerne und das Protoplasma der allermeisten Zellen färbten sich mit den verschiedenen Kern- und Plasmafarbstoffen viel intensiver als es sonst der Fall war. Da es sich hier mit Sicherheit um ermüdete oder erschöpfte Zellen gehandelt hat, so glaube ich, dass auch bei gut genährten Vögeln die Kleinheit und lebhafte Färbung vieler Zellen als Ausdruck einer weit vorgeschrittenen Tätigkeit aufzufassen ist. Bei verschiedenen Vögeln, besonders schön bei einer Nestdrossel und einer Krähe, fand ich noch mitten unter den mit Cochenille lebhaft braunrot gefärbten Zellen solche mit goldgelb gebliebenem Plasma. Diese goldgelben Zellen setzen sich durch ihren feineren Aufbau in einen gewissen Gegensatz zu den anderen chromaffinen Zellen. Ihr Plasma war näm-

lich in Form feinster Netzwerke angeordnet, deren Lücken keine Granula enthielten. Ein anderer Teil dieser goldgelben Zellen erwies sich aber in typischer Weise granuliert. Die Kerne sämtlicher goldgelber Zellen waren klein, rund, dunkel gefärbt. Nur wenige von ihnen zeigten eine erkennbare Innenstruktur; die anderen bildeten gleichmässig gefärbte homogene Scheiben oder mehr unregelmässige Körper (vergl. Fig. 24 b, Zellen 11, Taf. XXIII). Die goldgelben Zellen setzten verschieden grosse Gruppen zusammen und glichen vollständig jenen goldgelben Zellen, die ich im letzten Kapitel 7, Abschnitt VIII, genauer beschreiben werde. Ich verweise daher auf das an dieser Stelle Gesagte. Vergl. hier auch Fig. 20a und 20b, Taf. XXVI zweiter Teil der Arbeit. Man ersieht aus diesem Befunde, dass die goldgelben chromaffinen Zellen nicht bloss in den peripheren Paraganglien, sondern auch im Paraganglion suprarenale vorkommen. Ich habe in dem erwähnten Kapitel auch die Schwierigkeiten näher beleuchtet, die sich einem in den Weg stellen, sobald man aus dem morphologischen Verhalten der einzelnen chromaffinen Zellen auf ihren physiologischen Zustand schliessen will. Ich verweise, um mich nicht wiederholen zu müssen, auf das an dieser Stelle Gesagte und will hier nur ganz kurz erwähnen, dass es mir bei der ungeheuer grossen Mannigfaltigkeit in den Farbennüancen der einzelnen Zellen nicht gelang, zwischen diesen und dem sonstigen Aufbaue des Plasmas oder der Kerne einen gesetzmässigen Zusammenhang aufzudecken. Die zahlreichen im Plasma verstreuten homogenen Tropfen und Vakuolen muss ich aber als den morphologischen Ausdruck einer vorgeschrittenen Zelltätigkeit auffassen. —

Ein ganz eigentümliches Bild bot das Paraganglion suprarenale eines einjährigen Hahnes. Hier blieben nach Fixierung in einer Mischung von Müllerscher Flüssigkeit 9 : Formol 1 nicht bloss vereinzelte chromaffine Zellen — wie dies ja in jedem Paraganglion suprarenale vorkommt — sondern kleinere und grössere Gruppen von ihnen, ja ganze Zellstränge vollständig farblos. Je nach den Methoden von Freeborn oder Hansen tingierten sich diese Zellen entweder durch das Nigrosin verschieden intensiv blaugrau oder durch die Pikrinsäure gelb.

Trotz des Mangels jeglicher Gelbfärbung bei der erwähnten Fixierungsart konnte aber nicht der leiseste Zweifel bestehen,

dass es sich um typische chromaffine Zellen handelte. Wie wir später bei der Beschreibung des Paraganglion caroticum sehen werden, gibt es eine Abart der chromaffinen Zellen, die sich von den übrigen dadurch in auffallender Weise unterscheidet. dass sie sich bei einer Fixierung mit Chromverbindungen niemals auch nur eine Spur gelb färbt. (Siehe Kapitel 6, B. Cytologie.) Sehen wir also von der Farblosigkeit dieser Zellen des Paraganglion suprarenale vorläufig ganz ab, so war ihr Plasma in genau derselben Weise wie jenes der gelben Zellen granuliert. Nur manchmal schienen die Granula etwas grösser zu sein. Einige der farblosen Zellen waren nicht so gut fixiert wie die gelben Zellen. Die Kerne der ersteren glichen in bezug auf Grösse und Struktur den grösseren, blasenförmigen Kernen der gelben chromaffinen Zellen. Ihre Durchmesser betrugen 0.006—0.008—0.009 mm. Sie enthielten entweder ein oder zwei grössere und mehrere kleinere Kernkörperchen. Manchmal durchsetzte das Chromatin in Gestalt grösserer fast gleich grosser Bröckchen das Kerninnere. Selten nur hatten die Chromatinstückchen die Gestalt winziger gebogener Stäbchen. Die farblosen Zellen enthielten jedoch niemals, wie so viele gelbe Zellen, kleine homogene und strukturlose Kerne. Fig. 1, Taf. XXI. enthält rechts oben als ein Beispiel eine besonders grosskernige farblose Zelle (gr. Z.).

Von diesen vollkommen farblosen Zellen unterscheiden sich andere einzig und allein durch eine kaum merkliche gelbe Farbe. Von diesen Zellen angefangen bis zu den intensiv gelben konnte man mühelos eine kontinuierliche Reihe von Abstufungen in der gelben Farbe der verschiedenen Zellen wahrnehmen.

Wenn ich die Gründe, die mich bestimmen, diese farblosen Zellen als chromaffin zu bezeichnen, nochmals kurz zusammenfasse, so muss ich sagen:

1. Die farblosen und die gelben Zellen waren aufs innigste miteinander vermengt. Ganze Abschnitte des Paraganglion suprarenale wurden dabei ausschliesslich von den farblosen Zellen aufgebaut: letztere lagen gerade so wie die gelben Zellen in separaten bindegewebigen Maschen.
2. In Bezug auf die Grösse und Struktur von Plasma und Kern glichen die farblosen den gelben chromaffinen Zellen.

3. Die Farblosigkeit kann für sich genommen keinen Grund bilden, die fraglichen Zellen von den chromaffinen Zellen zu trennen.

Meines Erachtens kommen bezüglich einer Erklärung des auffälligen färberischen Verhaltens einer so grossen Anzahl von chromaffinen Zellen dieses Hahnes verschiedene Möglichkeiten in Betracht. Entweder handelt es sich hier um eine ganz eigene, bei keinem der übrigen Vögel beobachtete Unterart der chromaffinen Zellen oder bloss um den morphologischen Ausdruck einer besonderen Phase ihrer physiologischen Tätigkeit. Ich glaube, dass die letztere Annahme mehr Berechtigung besitzt. Wie wir gesehen haben, gibt es sehr viele Zellen, die sich von den farblosen nur durch eine kaum merkliche gelbe Farbe unterscheiden. Es kommt auch häufig vor, dass mitten in dem farblosen Plasma vereinzelte oder gruppenweise gehäufte gelbe Granula liegen. Diese gleichmässig schwach oder nur teilweise gelb gefärbten chromaffinen Zellen bilden den Übergang zu den lebhafter gelben chromaffinen Zellen. Es ist daher meiner Meinung nach unstatthaft, hier beim Hahne bloss daraufhin, dass viele Zellen sich nicht gelb färbten, anzunehmen, dass die farblosen Zellen eine eigene Unterart der chromaffinen Zellen repräsentieren.

Die letzte Möglichkeit wäre die, dass die Farblosigkeit als Ausdruck einer Ermüdung oder Erschöpfung anzusehen sei. Ein Vergleich der farblosen Zellen mit den chromaffinen Zellen jener Taube, die durch zwei Tage hungerte, ergibt aber ohne weiteres, dass dies unmöglich der Fall sein kann.

Vergleiche ich nun zum Schlusse die Kerne der chromaffinen Zellen und der ihnen stammverwandten sympathischen Ganglienzellen, so muss ich offen eingestehen, dass oftmals zwischen beiden eine grosse Ähnlichkeit besteht. Ich muss hier nur ganz kurz erwähnen, dass Grösse und Beschaffenheit der Kerne sympathischer Ganglienzellen so bedeutend schwanken können, dass man sichere Ganglienzellen, wenn man sie nicht im Innern der Ganglien liegen sehen möchte, niemals, für sich allein betrachtet, als Ganglienzellen ansprechen würde. Ich kann, so verlockend es auch ist, hier leider nicht näher auf diese Frage eingehen, ich gedenke sie aber zum Gegenstande einer eigenen Mitteilung zu machen. Eine scharfe Grenze zwischen chromaffinen und

Ganglienzellen zu ziehen, ist vom morphologischen Standpunkte aus, wenn man ganz objektiv sein will, unmöglich. Ihre verwandtschaftlichen Beziehungen finden, wie Kohn dies hervorhebt, in dieser oftmals weitgehenden Ähnlichkeit den besten Ausdruck.

Besonders günstige Repräsentanten der Stammverwandtschaft zwischen den chromaffinen und den Ganglienzellen würden die farblosen chromaffinen Zellen des Hahnes darstellen. Vergl. Fig. 1, Taf. XXI. Ein gleicher Befund ist in der Literatur nicht erwähnt. Nur H. Rabl (20), S. 518, beschreibt sog. „Übergangsformen" mit graubräunlichem Protoplasma. Ich setze seine eigenen Worte an diese Stelle: „Man trifft dort (in der Kapsel) neben echten Ganglienzellen mit kreisrundem Kern von 0,012 mm Durchmesser ziemlich grosse Zellen mit graubräunlichem gekörntem Protoplasma und einem Kern, der häufig das Aussehen des Kernes einer Ganglienzelle besitzt, der kreisrund ist und ein Kernkörperchen enthält, welches sich den Färbungs-Reactionen gegenüber wie das einer echten Ganglienzelle verhält. Manchmal fehlt jedoch diese typische Beschaffenheit des Kernes und es kann an Stelle eines besonders hervortretenden Nucleolus ein deutliches Gerüst erscheinen. Es liegen also hier Zellen vor, von denen die einen den entschiedenen Eindruck kleiner Ganglienzellen machen, während man über den Character anderer, welche sich von jenen nur in den feinsten Details unterscheiden, keine bestimmte Aussage machen kann. Ob die Zellen der ersten Art mit Nervenfasern zusammenhängen, müsste mit Hilfe anderer Methoden als der angewandten untersucht werden."

Wenn ich auch, rein morphologisch gedacht, keine Möglichkeit einer scharfen Abgrenzung der chromaffinen Zellen von den Ganglienzellen sehe, so will ich damit nicht gesagt haben, dass ich einen „Übergang" der chromaffinen in Ganglienzellen im Verlaufe des Lebens annehme. Ich bin vielmehr mit Kohn der Ansicht, dass die chromaffinen Zellen zeitlebens einen eigenen Zelltypus repräsentieren.

Die Frage von den sogenannten „Übergangsformen" wird wohl stets ein heikles Kapitel in der Histologie bleiben. Das weitere Schicksal, das der einmal fixierten Zellen im Verlaufe der individuellen Existenz des betreffenden Vogels geharrt hätte, wer will es ergründen? Man wird stets beim Studium dieser Verhältnisse nur auf die direkte histologische Beobachtung des

fixierten Präparates und die aus ihr gezogenen Schlüsse angewiesen sein. Auf welche Art will man denn beweisen, dass diese sogenannten „Übergangsformen“ zeitlebens auf ihrer im Präparate zur Anschauung gebrachten Entwicklungsstufe entweder stehen geblieben wären oder aber sich später weiter entwickelt hätten? Die interessanten Befunde, die ich nun erwähnen will, bringen auch keine rechte Klarheit in die Sache, wenn sie auch darauf hinzudeuten scheinen, dass selbst im vollentwickelten Organismus vielleicht noch eine Umwandlung eines nicht vollständig entwickelten Gewebes in höher differenzierte Zellen stattfinden kann.



Überraschend war das Vorkommen eines mir gänzlich fremden Gewebes im Paraganglion suprarenale einer alten Henne. Die Stränge und Ballen des gesamten Paraganglion suprarenale setzten sich nur zu einem Teile aus den typischen chromaffinen Zellen zusammen, zum anderen dagegen aus einem merkwürdigen, äusserst kernreichen Gewebe, das sich bei der Fixierung mit Müller-Formol auch nicht eine Spur gelb färbte. Stellenweise waren die chromaffinen Zellen durch dieses Gewebe vollständig verdrängt und die einzelnen Zellstränge des Paraganglion suprarenale bestanden fast ausschliesslich

aus dem nicht gelben Gewebe. Zur Übersicht über seine Verteilung im Paraganglion suprarenale diene die beigegebene Figur. Die gelb gefärbten Zellstränge und Gruppen sind schwarz straffiert (chrz.), das fremdartige Gewebe durch schwarze Punkte auf weissem Grunde dargestellt (embr. nerv. gew.) und die epitheliale Nebenniere (nb.) gleichmässig grau gehalten. Die zahlreichen das Innere der letzteren durchziehenden Linien sind durchweg bindegewebige Septa (bdg), die sich an vielen Stellen mit dem Paraganglion suprarenale direkt verbinden. Das fremdartige Gewebe bildete entweder mehr selbständige Gruppen und Stränge oder lag in Gestalt verschieden grosser Anhäufungen mitten unter den gelben chromaffinen Zellen, oder es war endlich den letzteren nur von aussen angelagert. Stellenweise hingen die grösseren nicht gelben Zellansammlungen in ähnlicher Weise wie jene des Paraganglion suprarenale netzartig zusammen. Häufig besassen die einzelnen Gruppen dieses rätselhaften Gewebes an ihrer Oberfläche einen dünnen Überzug von gelben chromaffinen Zellen. Umgekehrt fand ich auch einzelne oder gehäufte chromaffine Zellen mitten in dem nicht gelben Gewebe, mitten unter seinen eigenen Kernen und Zellen. (Fig. 22, Taf. XXIII). Dieser Schnitt wurde nach Heidenhain mit Hämatoxylin-Eisenalaun behandelt. Bei der Differenzierung gaben die einzelnen chromaffinen Zellen den Farbstoff ungleich rasch ab, und darum erschienen manche von ihnen noch gleichmässig schwarz, die anderen aber schon undeutlich granuliert ($chrz^1$ und $chrz^2$), $chrz^3$ ist ein Anschnitt einer solchen schwarz gebliebenen Zelle.

Betrachten wir die Anordnung der chromaffinen Zellen und des rätselhaften Gewebes übersichtlich, so muss ich sagen, dass ihre gegenseitige Verbindung eine ungemein innige, ja sogar eine organische ist. Das gesamte Paraganglion suprarenale wurde hier aus einem doppelten Ballen- und Strangsystem aufgebaut, von dem aber nur der eine Teil aus gelben chromaffinen Zellen, der andere aber aus einem kernreichen Gewebe bestand, das sich bei der Fixation in Müller-Formol nicht gelb färbte. Fig. 22, Taf. XXIII, gibt einen Abschnitt aus einer grösseren Anhäufung dieses Gewebes wieder. Das erste, was einem auffällt, ist die ganz bedeutende Differenz in der Grösse und Beschaffenheit der einzelnen Kerne. Ich habe hier absichtlich eine Stelle wiedergegeben an welcher die verschiedensten Kerne bei-

sammen liegen. Dieses fremdartige Gewebe setzt sich aber durchaus nicht überall in dieser Weise zusammen, vielmehr überwiegt bald dieser, bald jener Kerntypus, so dass das Aussehen der einzelnen Ballen und Stränge an verschiedenen Stellen bedeutend schwankt. Und nun wende ich mich der Beschreibung der einzelnen Kern- und Zellformen zu. Nur um verhältnismässig wenig Kerne ist ein deutliches Protoplasma entwickelt, und dieses färbte sich überdies nur sehr schwach. Das Plasma erfüllt meist nur zum Teile die zwischen den Kernen befindlichen Zwischenräume in Gestalt wolkig getrübter, unregelmässiger und vielfach zusammenhängender Anhäufungen. Den Charakter des ganzen Gewebes bestimmen in erster Linie die massenhaften kleinen Kerne. Ich will sie zum Unterschiede von den anderen als Kerntypus A. zusammenfassen. Rechts unten und oben sind einige von ihnen so bezeichnet. Die Kerne lassen sich nicht einem bekannten Zelltypus ohne weiteres einreihen. Neben mehr rundlichen oder ovalen liegen bald dreieckige, bald mehr unregelmässige Formen, kurz die Mannigfaltigkeit ist eine sehr grosse. Die allermeisten Kerne färben sich mit allen zur Anwendung gebrachten Kernfarbstoffen lebhaft. Das Plasma wurde dagegen nur in auffallend schwachem Grade mitgefärbt. Es bestand aus einer wolkig getrübten entweder scholligen oder leicht fädigen und granulierten Masse, die nur um relativ wenige Kerne herum eine deutliche Zerklüftung in einzelne Zellen besass. Es wurden nun sehr häufig grössere Abschnitte des nicht gelben Gewebes ausschliesslich von den kleinen Kernen A zusammengesetzt, und es fanden sich nur ausnahmsweise ganz vereinzelte grössere Kerne unter ihnen. Alle diese Stellen sehen lymphoiden Zellanhäufungen auffallend ähnlich und ich würde in dem Falle, dass ich diese Kerngruppen für sich allein gesehen hätte, kaum gezweifelt haben, sie als solche aufzufassen. Betrachten wir aber andere Stellen, an welchen die grösseren Kerne regellos unter den kleinen verteilt sind, so erkennt man leicht, dass es sich unmöglich um ein lymphoides Gewebe handeln kann. Wie ich hier vorweg betonen will, fasse ich das fremdartige Gewebe in seiner Gesamtheit als ein, wenigstens teilweise unfertiges, dem Nervensysteme genetisch zugehöriges Gewebe auf und will

zur Begründung meiner Ansicht vor allem in der Beschreibung der einzelnen Kernformen fortfahren.

Mitten unter den Kernen A. liegen sehr viele, die sofort durch ihre Grösse auffallen. Sie übertreffen die Kerne der chromaffinen Zellen an Ausdehnung (Zelle 1, 2, 3). Diese Kerne haben eine deutliche Kernmembran; ihr Inneres birgt ein oder zwei auffallend grosse, und überdies manchmal mehrere kleinere Kernkörperchen, die dann unregelmässig verteilt sind. Das grosse Kernkörperchen setzte sich öfters aus mehreren kleineren Kügelchen oder unregelmässigen Bröckchen zusammen, die durch eine etwas weniger lebhaft gefärbte mehr homogene Grundsubstanz zu einem Ganzen zusammengehalten wurden (Kern 1, 2). Das grosse Kernkörperchen lag durchaus nicht immer zentral, es stiess vielmehr häufig an die Kernmembran an. Die kleineren Chromatinbrocken waren manchmal durch dünne und geschlängelte Fädchen einer fast ungefärbten Substanz mit einander verknüpft (Zelle 3). Der übrige Kerninnenraum erschien wie leer und war darum rein weiss. Diese grossen Kerne wurden von einem schwach entwickelten Plasmamantel umgeben und so gegen die benachbarten Zellen mehr minder deutlich abgegrenzt. Das Protoplasma färbte sich weder mit Kern- noch Plasmafarbstoffen.

Zwischen vielen dieser grossen Kerne und jenen sympathischer Ganglienzellen besteht eine weitgehende Ähnlichkeit, manchmal sogar völlige Gleichheit. Ich bezeichne alle diese grossen Kerne als Kerntypus B.

Es gibt nun eine genügende Anzahl von Kernen, die etwas kleiner als die Kerne 1, 2, 3 sind, trotzdem aber hierher gezählt werden müssen. Bezüglich ihrer Zugehörigkeit zu Typus B ist für mich ihr ganz besonders grosses Kernkörperchen maßgebend, durch welches sie sich deutlich von den anderen Zellen unterscheiden (Zelle 16). An manchen Stellen bilden diese Kerne B durch eine lokale Anhäufung Ganglien ähnliche Bildungen. Diese sind öfters kugelrund und besitzen an ihrer Oberfläche eine dünne bindegewebige Hülle. Ich fasse die Kerne B als solche unvollständig entwickelter Ganglienzellen auf und zwar aus folgenden Gründen: Diese Kerne und Zellen B sind keiner der bekannten vollentwickelten Kern- oder Zellarten einzureihen. Sie besitzen

infolge ihrer Grösse und Struktur am ehesten noch die grösste Ähnlichkeit mit jungen Ganglienzellen. Das Kernkörperchen erreicht in den Kernen vollentwickelter Ganglienzellen fast niemals eine so enorme Grösse wie in Zelle 2, auch färbt sich das Plasma bei den Ganglienzellen viel lebhafter, wenn auch diesbezüglich zwischen den einzelnen Zellen gewaltige Differenzen bestehen.

Neben diesen Kernen und Zellen B liegen in sehr verschiedener Menge ganz regellos solche Zellen oder bloss Kerne, die in jeder Beziehung den farblosen chromaffinen Zellen des Paraganglion caroticum gleichen. Die Kerne sind daher auch jenen der chromaffinen gelben Zellen gleich. Vergl. Zelle 4 mit Zelle chrz[1]. Die fraglichen Kerne sind in gleicher Weise gebaut. Sie sind blasenförmig und enthalten ein oder zwei grössere und mehrere kleinere Kernkörperchen. Letztere waren der Kernmembran perlschnurartig angereiht. Der übrige Kerninnenraum war nur mit einer spärlichen und matt gefärbten oder farblosen Substanz erfüllt. Diese Kerne sind nicht immer rund, sondern öfters mehr längs-oval (Kern 9) oder mehr stumpf-dreieckig (Kern 5). Ihre Grösse schwankt in denselben Grenzen wie jene der Kerne der chromaffinen Zellen. Auch diese Kerne umgibt öfters eine mehr minder deutliche Protoplasmaschichte (Zelle 8, 9). Manchmal dagegen lag das Plasma nur in Gestalt kleinerer oder grösserer Abschnitte den Kernen ein- oder mehrseitig an (Zelle 5, 6). Das Plasma war mehr homogen oder nur äusserst fein gekörnt. Seine Granulierung erreichte nicht im entferntesten eine solche Deutlichkeit wie in den gelben chromaffinen Zellen. Man findet öfters in den Zellen Vakuolen, die genau so wie in den gelben chromaffinen Zellen dem Kern unmittelbar anliegen können (Zelle 8). Es sind aber in ähnlicher Weise wie bei Typus B. auch hier eine ganze Anzahl kleinerer Kerne oder Zellen hierher zu rechnen. Die kleineren Kernformen (15, 10, 11) besitzen in ähnlicher Weise wie viele Kerne der chromaffinen Zellen kein besonders grosses Kernkörperchen. Die färbbaren Kernsubstanzen sind vielmehr, hier wie dort, in Form kleinerer Bröckel unregelmässig verteilt. Das Protoplasma hat sich für gewöhnlich um diese Kerne noch nicht in abgegrenzten Partien angeordnet. Alle die zuletzt beschriebenen grösseren und kleinen Kerne fasse ich unter dem Typus C. zusammen.

Es gibt nun unter den kleineren Kernformen auch solche, welche ein auffallend grosses Kernkörperchen enthalten (Zelle 17). Ich glaube sie infolgedessen eher zum Typus B. zählen zu müssen.

Versuchen wir nun, uns eine Vorstellung über die näheren Beziehungen der einzelnen Kerne und Zellen zueinander zu verschaffen, so sind wir hier nur auf Vermutungen angewiesen. Sehen wir also zu, welche von ihnen die grösste Wahrscheinlichkeit besitzt. Meines Erachtens kann die grosse Mannigfaltigkeit der Kerne auf eine dreifache Art und Weise erklärt werden.

Die verschiedenen Kerne könnten erstens einmal als eine ununterbrochene Entwicklungsreihe einer einzigen Kernart gelten. Als Ursprungsgewebe wären die Kerne A., als Mittelstufe die Kerne C. und als Endglieder dieser Kette die Kerne B. aufzufassen, wobei es vorläufig unentschieden bleiben muss, ob letztere ihre volle Entwicklung erreicht haben oder nicht. Alle jene zahlreichen Kernformen, deren Einreihung in eine der Gruppen A. B. C. schwer fällt, müssten dann als typische „Übergangsformen" gelten. Da bis jetzt nur meine diesbezüglichen Beobachtungen vorliegen und es mit Sicherheit nicht zu entscheiden ist, um was für Kerne und Zellen es sich beim Typus B. handelt, so kann diese Ansicht, bevor nicht weitere Untersuchungen unternommen sind, nicht so ohne weiteres von der Hand gewiesen werden.

Man kann aber auch, und wie ich glaube, mit viel mehr Recht, daran denken, dass sich aus dem noch scheinbar undifferenzierten kleinkernigen Muttergewebe A. zwei verschiedene Zellspezies B. und C. entwickeln. Diese würden dann zeitlebens als vollständig selbständige Arten nebeneinander bestehen.

Das von den kleinen Kernen A. zusammengesetzte Gewebe besitzt alle Merkmale eines unfertigen, noch nicht differenzierten Gewebes.

Es wird, die Richtigkeit dieser oder jener Anschauung vorausgesetzt, stets den Mutterboden für die anderen Typen B. und C. abgeben. Man findet nun tatsächlich unzweifelhafte „Übergangsformen" oder besser gesagt Entwicklungsstufen zwischen den Kernen A. und den kleinsten Formen B. oder C. Viele dieser „Übergangskerne" unterscheiden sich von A. nur durch eine schwächere Färbung. Ihr Inneres ist nicht mehr so

gleichmässig mit der färbbaren Substanz wie bei A. erfüllt. Dadurch fallen sie unter den dunkeln kleinen Kernen A. sofort als hellere Kerne auf. Sie besitzen aber noch kein merklich grösseres Kernkörperchen. (Kerne 15, 10). Andere ebenso beschaffene Kerne haben aber bereits ein solches.

Sind sie dabei ganz besonders schwach gefärbt, so zeigen sie schon die Merkmale des Typus C. (Zelle 13). Erreicht das Kernkörperchen eine ganz besondere Grösse (Zelle 17), so gehören die Kerne schon zu Typus B. Von da an würde dann die Scheidung in die Zellen B. und C. erfolgen.

Es gelingt tatsächlich, zwischen A. einerseits und B. und C. andererseits, zwei kontinuierliche Reihen von Übergangsformen nachzuweisen, wobei es aber manchmal unmöglich ist, eine scharfe Trennung zwischen den einzelnen Kernformen herzustellen. Es gibt genug Kerne, von denen man nicht weiss, ob sie zu den kleinen Formen von B. oder C. gehören. Entweder kann man diese noch nicht genügend charakterisierten Kerne als wirkliche „Übergänge“ zwischen den kleinen Kernen B. und C., oder aber als solche Kerne auffassen, denen wir es mit unseren Hilfsmitteln nur nicht ansehen können, in welcher Richtung sie bereits differenziert sind.

Nach der im Vorhergehenden ausgesprochenen zweiten Hypothese würden also aus einem scheinbar noch einheitlichen, tatsächlich aber schon potentia differenzierten Muttergewebe A. zwei voneinander verschiedene Zellarten B. und C. ihren Ursprung nehmen.

Frage ich mich nun, ob die Zellen B. und C. jenen irgend eines wohlbekannten und vollentwickelten Gewebes gleichzustellen sind, so muss ich dies zu einem Teile bejahen. Die Zellen C. gleichen in jeder Beziehung den farblosen chromaffinen Zellen des Paraganglion caroticum. Infolge dieser Gleichheit besteht auch zwischen den Kernen C. und jenen der gelben chromaffinen Zellen kein Unterschied.

An dieser Stelle möchte ich auch hervorheben, dass die Zellanhäufungen des fraglichen Gewebes von einem reichen bindegewebigen Gerüste durchzogen werden, das die gleiche Verteilung wie in den gelben Abschnitten des Paraganglion suprarenale besitzt. Sehr viele Zellen werden auch hier separat vom Bindegewebe maschenartig eingeschlossen.

Wie wir später bei Beschreibung der farblosen chromaffinen Zellen des Paraganglion caroticum sehen werden, kommen diese Zellen sicher auch im Paraganglion suprarenale wenngleich nur ausnahmsweise vor. Da nun die unter C. zusammengefassten Zellen den farblosen chromaffinen Zellen gleich sind, so könnte es sich auch hier um solche handeln. Da sie aber mitten in dem teilweise noch unentwickelten Gewebe A. in regelloser Anordnung verbreitet sind, muss man in seiner Auffassung etwas vorsichtig sein. Nehmen wir aber einmal an, es seien wirklich farblose chromaffine Zellen, wie verträgt sich dies mit der Ansicht, dass es sich bei dem fraglichen Gewebe um ein unentwickeltes, auf einer embryonalen Stufe stehengebliebenes Gewebe handele? Ich habe deshalb schon eingangs nur von einem teilweise unentwickelten Gewebe gesprochen. Typus A. mit seinen kleinen gehäuften Kernen und dem kaum entwickelten Plasma, sowie die Kerne und Zellen B., die man am ehesten noch als junge Ganglienzellen auffassen kann, wären die unentwickelten Partien dieses Gewebes, die Zellen C. dagegen hätten schon das Ende ihrer individuellen Entwicklung erreicht.

Die dritte Möglichkeit einer Erklärung für die Polymorphie der Kern- und Zellformen wäre folgende. Man müsste hier nämlich die Annahme machen, dass dieses bei der Henne von mir beschriebene neuartige Gewebe mit allen seinen Kernen und Zellen seine Entwicklung bereits vollständig durchlaufen hätte. Die verschiedenen Zellen und Kerne würden ebensoviele bisher noch unbekannte Typen repräsentieren, die nicht ineinander übergehen würden. Das Gewebe müsste seiner Verbreitung nach auch physiologisch tätig sein. Ich glaube nicht, dass man sich mit dieser Ansicht wird befreunden können, ich wollte sie nur als eine fakultative Erklärung der vorliegenden Verhältnisse anführen.

Meine an den Präparaten der alten Henne gewonnene Ansicht (zweite Hypothese) erfuhr durch Beobachtungen bei jungen Krähen und Amseln nicht nur eine Bestätigung, sondern insofern auch eine gewisse Erweiterung, als ich annehmen muss, dass aus dem kleinkernigen Gewebe A. sich auch typische gelbe chromaffine Zellen entwickeln können. Bevor ich darauf näher eingehe, muss ich es noch begründen, warum ich das bei der Henne aufgefundene Gewebe,

ganz abgesehen von der Ähnlichkeit oder Gleichheit vieler seiner Zellen mit typischen farblosen chromaffinen und jungen Nervenzellen, als ein dem Nervensysteme zugehöriges auffasse.

Das Paraganglion suprarenale dieser Henne war in der bekannten Art und Weise von mehreren sympathischen Ganglien und zahlreichen Nerven umgeben, die hauptsächlich aus den ersteren ihren Ursprung nahmen. Die Nerven zogen an vielen Stellen in das Innere des Paraganglion suprarenale. Sie waren oft ziemlich stark und enthielten eine ganze Menge feiner markhaltiger Fasern. Einzelne Nervenstämmchen waren fast ausschliesslich aus diesen zusammengesetzt.

Fast alle Nerven drangen bloss in das fragliche Gewebe ein und verteilten sich hier zwischen den einzelnen Zellen ganz unregelmässig. An vielen Stellen lagen innerhalb dieser Nerven, aber auch zwischen ihnen oder den Zellen A. B. C., ganz vereinzelte oder zu kleinen Gruppen angehäufte deutliche Ganglienzellen. Die aus gelben chromaffinen Zellen zusammengesetzten Abschnitte des Paraganglion suprarenale waren geradezu arm an Nerven zu nennen; Ganglienzellen fand ich in ihnen überhaupt nicht.

Der ganz auffallend grosse Gehalt an sympathischen Nerven und Ganglienzellen, ferner die regellose und weitgehende Vermischung dieser mit den Zellen des neuartigen Gewebes und schliesslich seine innige organische Verbindung mit einem dem sympathischen Nervensysteme stammverwandten Gewebe, — dem Paraganglion suprarenale, sind die Gründe, die mich bestimmen, das fremdartige Gewebe als ein dem sympathischen Nervensysteme zugehöriges Gewebe aufzufassen.

Ich fand das letztere in dieser mächtigen Ausbildung nur bei dieser einzigen alten Henne. In den Paraganglia suprarenalia mancher anderer Vögel dagegen kamen verschieden grosse den chromaffinen Zellen beigegebene Kern- und Zellgruppen eines nicht gelb gefärbten Gewebes vor, die ich ohne Kenntnis der Präparate von der Henne wohl für lymphoide Zellansammlungen gehalten hätte. So aber kann ich nun mit Bestimmtheit sagen, dass es sich wenigstens in der Mehrzahl um dasselbe Gewebe wie bei der Henne handelte. Diese Kernanhäufungen bestanden nämlich meistens nur aus den

Kernen A. und standen nur selten mit sympathischen Nerven im Zusammenhange. Um ganz sicher zu gehen, entwarf ich mit Hilfe des Zeichenapparates von den verschiedensten Zellgruppen mehrerer Vögel ganz genaue Bilder und verglich diese miteinander. Ich kann mit Sicherheit behaupten, dass es sich in allen Fällen um dasselbe kleinkernige Gewebe A. wie bei der Henne handelte. Diese Kerngruppen sind entweder bei den verschiedenen Vögeln oder aber an einzelnen Stellen desselben Paraganglion suprarenale verschieden gross. Einige von ihnen verbinden sich ausser mit den chromaffinen Zellen auch noch mit sympathischen Nerven und Ganglien. Als ein Beispiel dafür diene Figur 23, Tafel XXIII. Sie stellt einen Ausschnitt aus der Peripherie der Nebenniere und des Paraganglion suprarenale eines alten Würgerweibchens (Lanius collurio) ♀ dar. Der gleichmässig grau gehaltene Teil ist die Nebenniere. Ein kleines sympathisches Ganglion liegt an ihrer Aussenseite. In der äussersten Peripherie der Nebenniere (nb.) befindet sich so eine kleinkernige Anhäufung, die nicht scharf begrenzt ist. Chromaffine Zellgruppen durchsetzen sie nach verschiedenen Richtungen. An der dem Ganglion abgewendeten Innenseite der kleinkernigen Anhäufung liegt ein kleines, von chromaffinen Zellen vollständig eingehülltes Ganglion, welches, wie die folgenden Schnitte lehren, nur die direkte Fortsetzung des ausserhalb der Nebenniere befindlichen grossen Ganglions ist. Man findet daher in den nächsten Schnitten zahlreiche Ganglienzellen und Nerven zwischen den kleinen Kernen A. Die chromaffinen Zellen hatten sich mit Cochenille so lebhaft braunrot gefärbt, dass ihre Kerne nur stellenweise als dunkle Flecken zu sehen sind. Die zahlreichen kleinen runden und helleren Stellen im Plasma sind Vakuolen. Eine unmittelbare Fortsetzung der kleinkernigen Anhäufung A (embr. nerv. gew.) erstreckte sich in das Innere des grösseren Ganglions, um sich dort in seiner äussersten Peripherie nach Art der gelben Paraganglien auszubreiten. In der Figur 23 ist nur der Beginn dieses im Ganglion gelegenen Fortsatzes zu sehen.

Folgende weitere Tatsachen sprechen ebenfalls in überzeugender Weise für die Zugehörigkeit des fraglichen Gewebes zum sympathischen Nervensysteme. Das Paraganglion suprarenale ist nämlich gar nicht seine einzige Fundstätte. Es verbindet sich vielmehr ausserdem in Gestalt verschieden

grosser Gruppen mit zahlreichen abdominalen sympathischen Nerven und Ganglien der verschiedensten Plexus, aber auch mit jenen des sympathischen Grenzstranges. Die Zellgruppen des, wenn ich so sagen darf, embryonalen nervösen Gewebes liegen dabei entweder als typische Paraganglien den Nerven und Ganglien bloss von aussen an, oder aber sie versenken sich in sie mit einem Fortsatze, gerade so. wie bei dem Würgerweibchen. Manchmal liegen die Gruppen ganz im Innern der Ganglien und Nerven und zwar wieder häufig wie die aus gelben chromaffinen Zellen zusammengesetzten Paraganglien. nur in der äussersten Peripherie der ersteren. Bei einer jungen Krähe besassen die Gruppen des embryonalen nervösen Gewebes manchmal die Gestalt und Grösse kleiner Ganglien und waren durch stärkere Nervenstämmchen mit verschiedenen abdominalen Grenzstrangganglien direkt geweblich verbunden. Für die Zugehörigkeit des fraglichen Gewebes zum sympathischen Nervensysteme spricht daher ausser seiner gesetzmässigen Verbindung mit typischen chromaffinen Zellen seine ebenso auffällige gewebliche Verknüpfung mit dem sympathischen Nervensysteme selbst. Es gibt wohl vereinzelte Zellgruppen, die in keinem nachweisbaren Zusammenhange mit dem Sympathicus stehen. Sie können aber als ein Beweis gegen die oben angeführte Zugehörigkeit zum Sympathicus nicht angeführt werden. Wir finden ja auch so viele chromaffine Zellgruppen, die unabhängig vom sympathischen Nervensysteme sind und doch wird wohl niemand heute mehr an ihrer genetischen Zugehörigkeit zu letzterem zweifeln können. Die vom Sympathicus abgetrennten Gruppen des embryonalen nervösen Gewebes enthielten aber fast stets in verschiedener Menge deutliche gelbe chromaffine Zellen. Gerade diese gewebliche Verbindung mit letzteren weist meiner Überzeugung nach lebhaft auf verwandtschaftliche Beziehungen dieser beiden Gewebsarten hin.

Als letztes Beispiel dafür sei Fig. 24a und 24b, Taf. XXIII, angeführt. Erstere stellt ein grösseres Ganglion des Plexus coeliacus einer jungen Nestamsel (Turdus merula) dar. An der rechten Seite des Ganglions (sy. gl.) liegt ein aus den kleinen Kernen und Zellen A. (nerv. embr. gew.) und chromaffinen Zellen (chrz) aufgebauter Körper, — ein echtes Paraganglion. Dieses wurde mitsamt dem Ganglion

von einer gemeinsamen bindegewebigen Kapsel grösstenteils eingehüllt. Hier in der Fig. 24a umgibt diese das Ganglion und Paraganglion vollständig, in den folgenden Schnitten besass sie aber verschieden grosse Unterbrechungen. In dem peripheren Bindegewebe liegen die Querschnitte mehrerer grosser Venen (ven). Dieses Paraganglion setzte sich bei Beginn der Serie fast ausschliesslich nur aus den gelben chromaffinen Zellen zusammen, die eine ausgesprochene strangförmige Anordnung zeigten. Die wenigen Kerne A. lagen in Gestalt kleiner Gruppen zwischen den gelben Strängen. Das embryonale nervöse Gewebe A. (embr. nerv. gew.) schob sich dann im Verlaufe der Serie immer mehr und mehr zwischen die chromaffinen gelben Zellen vor und verdrängte diese schliesslich fast vollständig. Die Fig. 24a gibt einen Schnitt aus der Mitte der Serie wieder. Das chromaffine Gewebe ist noch deutlich zu sehen und bildet entweder isolierte oder zusammenhängende Gruppen und Stränge. Vergleicht man die Anfangs- und Endschnitte der Serie, so ist das Bild jedesmal ein anderes. Das Paraganglion setzt sich einmal fast ausschliesslich aus dem fraglichen Gewebe (embr. nerv. gew.), das anderemal fast nur aus den gelben chromaffinen Zellen zusammen. Tatsächlich aber durchdringen sich die beiden Gewebe aufs innigste und bilden zusammen ein einziges Paraganglion. Fig. 24b gibt einen Teil dieses Paraganglion bei starker Vergrösserung wieder. Einige der kleinen Kerne sind auch hier mit A. bezeichnet, sie liegen hier etwas gedrängter beisammen als in Fig. 22. Auch besteht die Fig. 24b wiedergegebene Stelle aus den etwas grösseren Kernformen des Typus A. Ich will hier nur erwähnen, dass sich auch bei der Henne ganze Abschnitte des fraglichen Gewebes aus genau solchen Kernen zusammensetzten. Gerade so wie bei dieser Henne bildeten sie auch bei der Amsel den Mutterboden für eine ganze Anzahl anderer Kerne oder Zellen. Diesbezüglich bestanden aber zwischen diesen beiden Vögeln gewisse Unterschiede. Sehen wir einmal Fig. 24b etwas näher an. Die chromaffinen Zellstränge und Gruppen bestanden nur zu einem Teile aus den grosskernigen schmutziggelb oder braunrötlich gefärbten Zellen (6, 7), deren Kern sich nur ganz schwach violett tingiert hatte. Mitten unter ihnen oder aber in Gestalt selbständiger Gruppen treten hier zahlreiche kleinkernige goldgelbe chromaffine Zellen auf, die

eine gewisse Ähnlichkeit mit jenen haben, die auch im Innern des Paraganglion suprarenale und vieler peripherer Paraganglien vorkommen. Ich verweise hier auf den Abschnitt C. Cytologie des Paraganglion suprarenale. S. 634—635. Im letzten Kapitel dieser Arbeit werden sie bei Besprechung der peripheren Paraganglien nochmals genau geschildert werden. Links unten und rechts oben sind zwei solcher Gruppen mit (11) bezeichnet. Zum Vergleiche mit ihnen siehe Fig. 20a und 20b, Taf. XXVI, zweiter Teil dieser Arbeit. Das Plasma der goldgelben chromaffinen Zellen in Fig. 24b, Taf. XXIII, war entweder in ähnlicher Weise wie in Fig. 20b, Taf. XXVI, netzförmig angeordnet, manchmal aber wieder deutlich fein granuliert. Die goldgelbe Farbe war nur selten so lebhaft, wie in Fig. 20b, Taf. XXVI, doch unterschieden sich diese Zellen stets durch sie von den schmutzig braungelben Zellen. Betreffs der Kerne bestehen aber zwischen den hier beobachteten und den in Fig. 20b, Taf. XXVI, abgebildeten Zellen insofern durchgreifende Unterschiede, indem bei letzteren fast alle Kerne rund oder oval waren und keine Struktur erkennen liessen, während die Kerne hier unregelmässig gestaltet sind und trotz ihrer lebhaften Farbe deutliche Kernkörperchen besitzen. Wie ein Vergleich mit den neben ihnen liegenden Kernen A. lehrt, sind sie diesen in jeder Beziehung gleich. Die Vermutung, die sich einem dabei sofort aufdrängt, dass diese kleinkernigen chromaffinen Zellen sich aus dem Grundgewebe A. entwickeln, findet eine weitere Stütze in einer kontinuierlichen Reihe von Übergangsformen zwischen beiden. Man sieht nämlich ganz deutlich, wie das spärliche zwischen den Kernen A. befindliche und ungefärbte Plasma stellenweise etwas angehäuft ist. Gleichzeitig besitzt es einen ganz schwach gelblichen Ton. Die Kerne A. verändern dabei weder ihr Aussehen noch ihre Anordnung. Hand in Hand mit der Zunahme des Plasmas wird auch seine gelbe Farbe immer deutlicher. Die Kerne färben sich dann intensiver violett und wir gleiten so, ohne irgend eine Grenze fixieren zu können, durch eine kontinuierliche Reihe von Abstufungen in der Entwicklung und Gelbfärbung des Plasmas von dem kleinkernigen Gewebe A. zu den kleinkernigen mehr goldgelb gefärbten chromaffinen Zellen hinüber. Die einzelnen Zellstränge dieses Paraganglions werden auf diese Weise

häufig zur Hälfte aus den Kernen A., zur anderen aber aus den kleinkernigen chromaffinen Zellen zusammengesetzt, ohne dass es gelingt, anzugeben, wo die einen aufhören und die anderen anfangen. Ich muss aber hier hervorheben, dass die oftmals sehr merklichen Schwankungen in der Gelbfärbung der Zellen häufig nur als Ausdruck einer verschieden weit gegangenen physiologischen Tätigkeit aufzufassen sind.

Ein so ausgesprochener Übergang zwischen den Kernen A. und jenen der goldgelben chromaffinen Zellen besteht aber durchaus nicht überall. Vielmehr liegen häufig kleine und grosse Gruppen der chromaffinen Zellen mitten im Gewebe A., ohne dass man imstande wäre, solche Übergänge nachzuweisen. Die Abgrenzung der chromaffinen Zellen ist hier eine scharfe und deutliche.

Es gibt nun unter den Kernen A. eine gewisse Anzahl, welche die Durchschnittsgrösse dieses Typus mehr minder überschreitet. Zwischen ihnen, die sich bloss in bezug auf die Grösse, sonst aber nicht, von den Kernen A. unterscheiden, und solchen Kernen, die in jeder Beziehung den grossen Kernen chromaffiner Zellen (6, 12, 2) gleichen oder ähnlich sind (13a, 9, 10), steht eine ganze Reihe von Kernen, die man vielleicht doch als „Übergangsformen" auffassen kann. Das Zellplasma ist für gewöhnlich um jene Kerne, die dem Typus A. noch am nächsten stehen, ebenso spärlich wie um letztere entwickelt und findet sich erst in der Umgebung der grösseren Kernformen in Gestalt deutlicherer Anhäufungen. (Vergl. Kern 14.) Dieser nur schwach violett gefärbte Kern besass das deutliche Aussehen der Kerne gelber chromaffiner Zellen; links von ihm ist etwas Plasma angehäuft (pl). Ferner vergleiche auch den Kern 13a mit dem Kerne einer ihm anliegenden chromaffinen Zelle (12). Beide Kerne sind vollkommen gleich. In der Umgebung des Kernes 13a lag aber überhaupt fast kein wahrnehmbares Plasma, während jenes der Zelle (12) schmutzig gelb gefärbt war (vergl. auch den Kern 13b). Solche den Kernen chromaffiner Zellen vollständig gleiche Kerne liegen häufig mitten unter den kleinen Kernen A. in weiter Entfernung von den chromaffinen Zellen. Oft sind sie ebenso kugelrund wie die Kerne der letzteren. Manchmal umgibt ein deutlicher nicht gelber Plasmahof diese Kerne (9).

Dieser war schwach violett gefärbt, das Plasma schmutzig-weiss. Vergleichen wir mit dieser Zelle 9 die Zelle 1, so sehen wir, dass beide einander ähnlich sind, nur war bei letzterer der Kern lebhafter gefärbt und das Plasma schwach gelb. Nach all dem Gesagten macht es mir den lebhaften Eindruck, als ob zwischen den Kernen A. und den klein- und grosskernigen chromaffinen Zellen Übergangsformen nachzuweisen wären. So viel steht aber sicher, dass es unmöglich ist, zwischen den Kernen A. und jenen der chromaffinen Zellen eine scharfe Grenze zu ziehen. Ich will bevor ich weiter fortfahre, zur übersichtlichen Orientierung eine kleine Zusammenfassung der einzelnen Kerne und Zellen geben.

1. Zelle 1, 2, 3. Das Plasma leicht gelblich, der Kern ziemlich intensiv violett.

2. Zelle 4. Kern tief violett, vollkommen den Kernen A. gleich und auch jenen der kleinkernigen chromaffinen Zellen (11). Das Plasma schwach violett.

3. Zellen 6. Drei chromaffine Zellen, die unmittelbar aneinander liegen. Deutliche Zellgrenzen. Plasma schmutzig braungelb, Kern kaum violett.

4. Zelle 7. Kern viel deutlicher violett als in 6, Plasma reiner gelb.

5. Zelle 8. Kern intensiv violett, wie diejenigen der kleinkernigen chromaffinen Zellen (11). Plasma intensiv braunrot.

6. Zelle 9. Kern schwach violett, wie die freiliegenden Kerne. Plasma ungefärbt, nur schmutzig weiss, keine Spur einer gelben Farbe.

7. Zelle 10. Kern violett. Kein wahrnehmbares Plasma. Dieser freie Kern glich auffallend jenem der Zelle 3, die deutlich gelb war.

8. Zellen 11. Kerne dunkel violett, unregelmässig. Plasma mehr goldgelb.

9. Zelle 12. Kern leicht violett, Plasma schmutzig gelb. Vergl. mit dem Kern der oberen Zelle 12 den daneben liegenden freien Kern 13a und auch Kern 13b.

10. Kerne 13a und 13b. Freie Kerne, die den Kernen chromaffiner Zellen gleich sind.

11. Kern 14. Freier Kern, lichtviolett, der ebenfalls jenen der chromaffinen Zellen gleich ist. Links von ihm etwas Plasma (pl).

Mitten unter diesen Kernen fand ich öfters solche, die den Kernen typischer Ganglienzellen auffallend ähnlich waren, um welche aber kein Plasma entwickelt zu sein schien. Ich kann nicht sagen, um was für Kerne es sich in diesen Fällen handelte. Um Kerne junger Ganglienzellen konnte es sich nicht gut handeln. da sie den Kernen vollentwickelter Ganglienzellen glichen.

Ein Vergleich des fraglichen Gewebes der Amsel mit jenem des Huhnes ergab bei beiden Vögeln mit Sicherheit die Gleichheit des kleinkernigen Grundgewebes A. Bei der Amsel bildete es scheinbar den Mutterboden für die klein- und grosskernigen chromaffinen Zellen sowie für eine Anzahl von Kernen, die jenen vollentwickelter Ganglienzellen sehr ähnlich waren. Trotzdem unterschied sich das Gewebe der Amsel in gewisser Beziehung dadurch von jenem des Huhnes, dass die Kerne A. vorherrschten und und nur relativ spärliche Zellen vorkamen, die jenen des Typus C. ähnlich waren. Ein durchgreifender Unterschied bestand zwischen der Amsel und der Henne darin, dass der ersteren die Zellen des Typus B. vollständig mangelten. —

Das Paraganglion war auch hier von zahlreichen sympathischen Nerven durchzogen. Ebenso lagen mitten unter den kleinen Kernen A. im Anschlusse an die Nerven, aber auch von ihnen unabhängig, typische grosskernige Ganglienzellen. Das fragliche Gewebe war hier auch von zahlreichen Venen und Kapillaren durchzogen.

Ehe ich meine Befunde kurz zusammenfasse, muss ich bemerken, dass R. Minervini (19), Seite 488, das Vorkommen lymphoider Zellansammlungen im Paraganglion suprarenale der Vögel ganz kurz erwähnt. Aus den beigegebenen Zeichnungen aber kann man nicht erkennen, was für ein Gewebe Minervini vor sich gehabt hat. Seine Angaben lauten wörtlich: „On voit de plus, dans le tissu interstitiel, de petits amas de cellules lymphoïdes, et dans quelques espèces, comme dans le pigeon, on trouve presque constamment un amas considérable de ces cellules près du bord interne ou sur le côté dorsal, de façon à constituer comme un petit lobe lymphatique (voir fig. 22).“ —

Ich will nun trotz meiner früheren Ausführungen nicht in Abrede stellen, dass sich auch tatsächlich lymphoide Anhäufungen im Innern des Paraganglion suprarenale vorfinden

können. Ich gestehe es offen ein, dass ich öfters über die gewebliche Natur der kleinkernigen Anhäufungen im Zweifel blieb und eher zu der Auffassung neigte, dass es sich um ein lymphoides Gewebe handelte. Bleibt man auch bei einer gewissen Anzahl von Kern- und Zellgruppen über ihren histologischen Charakter im unklaren, so ergibt ein genaues vergleichendes Studium mit Sicherheit, dass sehr viele derjenigen Gruppen, die fürs erste als lymphoide Zellanhäufungen imponierten, als ein dem sympathischen Nervensysteme genetisch zugehöriges Gewebe aufgefasst werden müssen.

Die wichtigsten Ergebnisse meiner diesbezüglichen Untersuchungen sind in kurzer Zusammenfassung folgende:

1. Bei allen von mir untersuchten jungen Nestkrähen und einer Nestamsel bestanden zahlreiche abdominale Paraganglien nur zu einem Teile aus den gelben chromaffinen Zellen. Der übrige Abschnitt wurde aus einem grösstenteils kleinkernigen Gewebe, welches sich intensiv färbte, gebildet. Dieses setzte sich der Hauptsache nach aus einer Summe kleiner, polymorpher Kerne zusammen, die sich lebhaft mit allen Kernfarbstoffen tingierten. Das zwischen ihnen gelegene spärliche Plasma blieb fast farblos. Ich betrachte dieses kleinkernige Gewebe als ein teilweise unentwickeltes dem sympathischen Nervensysteme zugehöriges Gewebe, weil, wie es mir scheint, die Entwicklung farbloser und gelber chromaffiner Zellen, sowie von Ganglienzellen (Henne) aus ihm durch eine Reihe von Übergangsformen gesichert zu sein scheint. Für seine Zugehörigkeit zum Sympathicus spricht auch seine gesetzmässige gewebliche Verbindung mit dem letzteren.

2. Das auf einer embryonalen Stufe der Entwicklung stehen gebliebene Gewebe war bei jungen Vögeln viel reicher als bei alten (Zeisig, Würger) entwickelt.

3. Den Höhepunkt seiner Ausbildung erreichte das fragliche Gewebe im Innern des Paraganglion suprarenale einer alten Henne. Hier bildete es gut die Hälfte des letzteren. Bei den anderen jungen und alten Vögeln war es nur in Gestalt kleinerer oder grösserer mehr selbständiger Gruppen den Zellsträngen des Paraganglion suprarenale angeschlossen, oder fehlte in mehreren Paraganglia suprarenalia vollständig.

Eine weitere Frage, die sich einem von selbst aufdrängt, ist die nach der Bedeutung dieses fraglichen Gewebes. Es ist vollständig unmöglich, heute schon eine Antwort darauf zu geben. Ich will hier nur einige Möglichkeiten kurz erwähnen. Die besonders reiche Entwicklung dieses Gewebes bei jungen Vögeln und bei der alten Henne spricht dafür, dass es sich nicht um ein bedeutungsloses Gewebe, sondern um Bildungen handeln müsse, die entweder als solche für sich oder aber als Mutterboden für andere Gewebe bestimmt sind im physiologischen Haushalte des betreffenden Vogels eine wichtige Rolle zu spielen. Das Vorkommen dieses fraglichen Gewebes auch bei alten Vögeln könnte entweder in ähnlicher Weise gedeutet werden, oder noch auf die Art, dass es sich bei ihnen um ein Reservematerial für die Neubildung von chromaffinen oder Ganglienzellen handeln könnte. Bei alten Vögeln habe ich mit Ausnahme der einzigen Henne das Gewebe nur in Gestalt kleiner Gruppen vorgefunden. Doch sind meine Untersuchungen in bezug auf alte Vögel viel zu wenig ausgedehnt, um mir hier ein bestimmtes Urteil zu gestatten.

Die ganz einzig dastehende Entwicklung des Gewebes bei dieser alten Henne legte mir den Gedanken an eine pathologische, excessive Wucherung nahe. Die vollständig regellose Durchmengung der verschiedensten Kerne und Zellen erhöhte noch diesen Eindruck. Jedenfalls befand sich das fragliche Gewebe bei der Henne auf einer weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstufe als bei irgend einem anderen Vogel. Das chromaffine Gewebe wurde dadurch stellenweise vollkommen ersetzt. Dass es sich hier um kein für das Tier bedeutungsloses Gewebe gehandelt hat, liegt auf der Hand.

Es müssen nun weitere diesbezügliche Untersuchungen abgewartet werden, und ich selbst will mich ihnen bei Gelegenheit zuwenden, ehe man aus den blossen Vermutungen herauskommen wird. Ich begnüge mich daher mit den gemachten Angaben und gebe mich der Hoffnung hin, durch sie den Anstoss zu weiteren Arbeiten gegeben zu haben.

(Schluss mit Literaturverzeichnis im nächsten Heft.)

10. Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI—XXIII.

Sämtliche Figuren sind mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates in der Höhe des Objekttisches entworfen worden. Folgende Figuren wurden von mir selbst angefertigt: Taf. XXI, Fig. 1, 2, 3; Taf. XXII, sämtliche Figuren; Taf. XXIII, Fig. 22 und 24b; die Zeichnungen 23 + 24a führte Herr Richard Scholz, Kunstmaler in Dresden aus.

Verzeichnis der Abkürzungen.

art.	=	Arterie.
bdg.	=	Bindegewebe.
bdg. kr.	=	Bindegewebskern.
chrz.	=	chromaffine Zelle.
chr. kr.	=	Kerne einer chromaffinen Zelle.
embr. nerv. gew.	=	das auf einer embryonalen Stufe der Entwicklung stehen gebliebene „nervöse" d. h. dem Nervensysteme genetisch zugehörige Gewebe.
endonr. kr.	=	Kern des endoneuralen Bindegewebes.
end. kr.	=	Endothelkern.
ep. kp.	=	Epithelkörper.
epnr.	=	Epineurium.
erythr.	=	rotes Blutkörperchen.
gl.	=	Ganglion.
gz.	=	Ganglienzelle.
hil.	=	Hilus.
kpl.	=	Kapillare.
kps.	=	Kapsel.
lum.	=	Lumen.
nb.	=	Nebenniere (Rinde).
n. qu.	=	Nervenquerschnitt.
nr. kl.	=	Nierenkanälchen.
pg.	=	Paraganglion.
sk. kp.	=	Sekret kapillare.
sy. n.	=	sympathischer Nerv.
urn. knl.	=	Urnierenkanälchen.
vak.	=	Vakuole.
vlt. chrz.	=	violette (nicht gelbe) chromaffine Zellen.
zb.	=	Zellballen.
zg.	=	Zellgrenze.

Tafel XXI.

Fig. 1. Partie aus dem Paraganglion suprarenale eines einjährigen Hahnes (Gallus domesticus) ♂. Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 5 μ. Freeborn. Zeiss, hom. Immersion 2. num. Ap. 1,30. Kompens.-Ok. 12. Tub. 160. Vergr. 1500.

Jede chromaffine Zelle wird für sich von verschieden starken Bindegewebsbündeln und Fasern, die nach allen Richtungen ver-

laufen umgeben. In der Mitte liegt eine besonders mächtige Anhäufung von Bindegewebe. Manche von ihren getrennt gezeichneten schwarz-blauen Feldern übergehen bei Verstellung des Tubus unmittelbar ineinander; es sind daher nur optische Durchschnitte wellig gebogener Bündel. Am linken Rande der Zeichnung grenzen zwei kernhaltige chromaffine Zellen unmittelbar aneinander. Zwischen den chromaffinen Zellen vakuolenartige Spaltlücken im Bindegewebe (vak. $^{1-3}$). Die Vakuole (vak. ^{2}) wird an ihrer ganzen Peripherie von allerfeinsten bindegewebigen Fäserchen umgeben, von welchen vier quergetroffen sind und als dunkle schwarzblaue Pünktchen hervortreten. Auch an der rechten Spitze der Vakuole (vak. ^{3}) liegt ein solcher Querschnitt. Oben rechts eine mehr längliche Spalte (sk. kp.). Einige Bindegewebskerne (bdg. kr. in dem interzellulären Fasergerüste. Die Granulierung aller Zellen deutlich. Die Kerne gross und deutlich strukturiert. Die grossen Kernkörperchen erscheinen bei einer gewissen Einstellung deutlich gelb. Sie sind in den meisten Fällen von allerkleinsten dunklen Körnchen zum Teile eingerahmt. Oben rechts eine grosse, graue Zelle (gr. Z.). Dies ist eine von denjenigen chromaffinen Zellen, welche sich nur bei diesem Hahne in einer solchen Menge, aus unbekannten Gründen, gar nicht gelb gefärbt hatten, sondern vollständig farblos geblieben waren. Es handelt sich in diesem Falle, trotz der grossen Ähnlichkeit, um keine Ganglienzelle. Genau so grosse und strukturierte Kerne kommen auch in leuchtend gelben chromaffinen Zellen vor. Die Granulierung des Plasmas entspricht ebenfalls jener der chromaffinen Zellen. Oben und rechts neben dieser grauen Zelle, Randpartien weiterer solcher Zellen. Alle farblosen chromaffinen Zellen färbten sich bloss durch das Nigrosin schwach bläulich-grau.

Fig. 2. Abschnitt aus dem Paraganglion suprarenale einer alten Henne (Gallus domesticus) ♀. Müllersche Flüssigkeit 9: Formol 1. Hansen. 5 μ. Zeiss, hom. Immersion 2. num. Ap. 1,30. Kompens.-Ok. 12. Tub. 160. Vergr. 1500.

Diese Figur zeigt ebenfalls die Verbreiterung des fibrillären Bindegewebes innerhalb des Paraganglion suprarenale. Die meisten einzelnen chromaffinen Zellen werden jede für sich von bindegewebigen Fasern und Faserbündeln an ihrer Peripherie maschenartig umgeben und von ihnen auch überquert. Einzelne Zellen liegen unmittelbar aneinander; in den folgenden Schnitten wurden aber auch sie durch feinere oder stärkere Bindegewebsfasern voneinander geschieden. Manche chromaffine Zellen sind bloss angeschnitten und enthalten daher keine Kerne. Die bindegewebigen Fasern und Faserbündel sind öfters auch quergetroffen (qu.). Die Farbe der einzelnen chromaffinen Zellen schwankt zwischen einem ganz lichten Gelb (Zelle in der Mitte) und einem lebhaften Braun

oder häufig Braunrot. Die Granulierung ist in den braunen Zellen lebhafter als in den gelben. Manche Kerne haben sich durch das Säurefuchsin intensiv rot gefärbt. Ihre Innenstruktur ist gar nicht oder nur in Gestalt dunkelroter verwaschener Flecken zu sehen. Die übrigen Kerne besitzen im wesentlichen denselben Farbenton wie das Plasma. Einige Zellen enthalten vakuolenartige Hohlräume. Die Vakuole (vak. [5]) liegt dem Zellkern an und buchtet ihn etwas ein. Vergleiche mit diesen intrazellulären Vakuolen die im Bindegewebe befindlichen interzellulären vakuolenartigen Spalträume (vak. [1—4]).

Fig. 3. Vier gelbe chromaffine Zellen aus dem Paraganglion suprarenale einer alten Henne (Gallus domesticus) ♀. Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. Mallory-Stöhr. 5 μ. Zeiss, hom. Immersion 2. num. Ap. 1,30. Kompens.-Ok. 12. Tub. 160. Vergr. 1500.

In allen vier mehr minder lebhaft gelb- oder dunkelgrünen Zellen liegen rein goldgelbe Felder (f^1 und f^2), die eine Anzahl dunkel rostbrauner, grösserer oder kleinerer Granula enthalten. Diese finden sich manchmal auch ausserhalb dieser Felder, unregelmässig im Plasma verstreut (gr. in Zelle 2). Vergl. auch Fig. 1, Taf. XXI. Die Kerne der Zellen 1 und 3 sind gross, deutlich konturiert, blaugrau und enthalten mehrere grosse oder kleine Chromatinbrocken. Der Kern der Zelle 2 ist deutlich blau, ohne scharfe Konturen; seine Innenstruktur ist wie verwaschen. In allen Zellen zahlreiche Vakuolen. Das perizelluläre Bindegewebe ist nicht so lebhaft blau wie in Fig. 1.

Tafel XXII.

Sämtliche Figuren stellen chromaffine Zellen des Paraganglion suprarenale dar und sind mit der homogenen Immersion (Zeiss) 2. num. Ap. 1,30 (resp. 1,40), Kompens.-Ok. 12, Tub. 160, Vergr. 1500, gezeichnet.

Fig. 6—9 stammen von einer alten Henne (Gallus domesticus) ♀, die übrigen von demselben einjähr. Hahne (Gallus domesticus) ♂, von welchem auch Fig. 1, Taf. XXI, herrührt. Alle Schnitte wurden nach Freeborn gefärbt, um die Mannigfaltigkeit in der Verteilung des interzellulären Bindegewebes wenigstens teilweise im Bilde vorzuführen. Fig. 15, 16, 17 sind nur der Kernformen wegen gezeichnet und daher nicht näher ausgeführt worden.

Fig. 6, 7, 9 sollen zeigen, wie Bindegewebsbündel auch im Innern kernhaltiger Syncytien verlaufen. Betreffs ihrer näheren Erklärung verweise ich auf den Text. (S. 593—594.) Die Kerne der verschiedenen Zellen sind rund oder oval, matt konturiert, schwach blaugrau und haben eine undeutliche Struktur. Die Zellen sind lebhaft granuliert und von einer verschiedenen Anzahl kleiner, runder, gelber, vollkommen homogener Tröpfchen teilweise erfüllt. Letztere denke ich mir durch eine physiologische Einschmelzung der Granula erzeugt. Fehlt, im fixierten Präparate, der Inhalt dieser Tröpfchen, dann

entstehen die runden, leeren und rein weissen Stellen, die ich der Einfachheit wegen als Vakuolen bezeichne (Fig. 11, 12, Taf. XXII). Analoge, nur etwas grössere Sekrettropfen liegen auch in der Zelle 1 in Fig. 10, Taf. XXII.

Fig. 8 u. 10 zeigen, dass die bindegewebigen Fasern und Faserbündel sich in seichte, in der Zellperipherie befindliche Dellen einsenken können.

Fig. 8. Ein Teil einer chromaffinen Zelle. Ein ganz schwaches Faserbündel bildet in einer solchen peripheren Einbuchtung eine offene Schlinge.

Fig. 10. In einer solchen vertieften Stelle verflechten sich verschieden starke bindegewebige Fasern und Faserbündel zu einem lockeren Korbe. Der Kern der Zelle (1) ist etwas dunkler blaugrau als in den vorhergehenden Figuren, seine Struktur ist fast ganz verwischt. Die Granulierung der schmutziggrünen Zellen 1 und 2, die nicht in ihrer ganzen Ausdehnung gezeichnet sind, ist ebenfalls undeutlich. Zwischen den Zellen 1 und 2 eine kapilläre Spalte, die kein Kunstprodukt ist, sondern meiner Meinung nach, als eine — Sekretkapillaren entsprechende — Bildung aufgefasst werden muss. Vergl. Text S. 614—620.

Fig. 11. Die deutlich granulierte, mehr schmutzig gelbgrüne Zelle ist von einer grösseren Anzahl verschieden grosser, meist kreisrunder und vollkommen leerer Lücken durchsetzt (Vakuolen). Der Kern matt bläulich grau mit einem ganz leichten Stich ins Violette.

Fig. 12. Dieses Bild verdeutlicht die Ineinanderschachtelung zweier benachbarter chromaffiner Zellen. Die kleinere lebhaft gelbe und deutlicher granulierte Zelle liegt in einer halbkreisförmigen Ausbuchtung der grösseren, schmutziggrünen und weniger deutlich granulierten Zelle. Es handelt sich hier, wie mit aller Bestimmtheit zu erkennen war, um keine Übereinanderlagerung dieser zwei Zellen. Wo immer sich diese eigentümliche Verbindung zweier chromaffiner Zellen vorfand, war die kleinere von ihnen stets lebhaft gelb und die grössere schmutzig grüngelb. Der Kern der grossen Zelle ist scharf konturiert, von einer staubartig fein gekörnten Masse zum Teile erfüllt, die sich schwach bläulich grau gefärbt hatte. Der Kern besitzt eine deutliche Struktur. Die Kernkörperchen des Kernes der kleinen Zelle sind bei jener Einstellung gezeichnet, bei welcher sie orangegelb aufleuchten. In der grossen Zelle liegen links neben dem Kern zwei von den allerkleinsten Vakuolen in einer gewissen Distanz voneinander. Die am meisten links befindliche ist kaum wahrzunehmen und nur so gross, dass ein bis zwei Granula in ihr Platz hätten. Am oberen Rande der Zelle eine grössere Saftlücke (Vak.) im Bindegewebe.

Fig. 13. Die chromaffine Zelle (b) enthält in ihrer oberen Hälfte drei verschieden grosse und gestaltete, vollkommen leere, vakuolenartige Hohlräume. Hart am unteren Rande der Zelle findet sich unter dem

Kern, diesen stellenweise sogar überlagernd (punktierte Linie), eine sehr grosse, längliche Vakuole, die offenbar durch eine Verschmelzung dreier benachbarter Vakuolen hervorgegangen ist. Rechts neben ihr noch eine grosse runde Vakuole. Die längliche Vakuole ist nur durch einen äusserst schmalen, 2—3 Granula breiten Protoplasmasaum von dem interzellulären Gangsystem (sk. kp.[1—2]) teilweise getrennt, mit welchem sie dann bei der geringsten Verstellung des Tubus in breiterer Ausdehnung kommuniziert. Die interzellulären Sekretspalten sind hier besonders breit. Der Zelle (b) liegt unten ein länglicher Bindegewebskern (bdg. kr.) an. Von der Zelle (a) ist nur ein Stück gezeichnet. Die Nebenniere („Rinde") (nb.) ist gleichmässig grau gehalten.

Fig. 14, 18, 20, 21 zeigen verschiedene Abschnitte der interzellulären im Bindegewebe gelegenen Sekretlücken und -Spalten. Die gelben und grauen chromaffinen Zellen sind der Einfachheit wegen nicht näher ausgeführt.

Fig. 14. Die obere Lücke erreicht eine besonders grosse Ausdehnung.

Fig. 18. Das zwischenzellige Bindegewebe bildet ein lockeres, maschiges Flechtwerk. Seine einzelnen Lücken stehen miteinander in einem direkten Zusammenhange. Die bindegewebigen Fasern und Faserbündel sind in den verschiedensten Richtungen getroffen. Die Zeichnung wurde bei einer Verstellung des Tubus um c. 0,0025 mm angefertigt, weil man sonst nur Bruchstücke des bindegewebigen Gerüstes zu Gesicht bekommen hätte. Tatsächlich war dieses noch viel reicher verschlungen, als es hier wiedergegeben ist. Die straffierten Partien links und rechts oben sind Kapillaren (kpl.).

Fig. 20. Eine runde, vaknolenartige Lücke (vak[2]) im Bindegewebe in der Mitte der Zeichnung zwischen den chromaffinen Zellen 1, 2 und 3. An ihrem linken unteren Rande zwei schwarzblaue Pünktchen (Querschnitte von Bindegewebsfibrillen). Zwischen den Zellen 1 und 2 liegt ebenfalls eine ganz von Bindegewebe eingehüllte, sehr kleine runde Lücke (vak[1]).

Fig. 21. Zwischen der Zelle a und b eine längliche Spalte (sk. kp.[1]), deren Wandungen von längsverlaufenden, dünnsten bindegewebigen Fäserchen ausgekleidet werden, die sich ihrerseits den chromaffinen Zellen unmittelbar anlegen. Ganz oben links am Ende des unteren Fäserchens der Querschnitt eines dritten dünnen Fäserchens. Diese interzelluläre Spalte mündete in die vakuolenartige Lücke (vak) ein. Diese wiederum setzte sich in die zwischen der Kapillare (gelbes Feld) und der Zelle (c) längsverlaufende Spalte (sk. kp.[2]) fort. Beide kapillaren Spalten (sk. kp.[1—2]) sind keine Kunstprodukte, sondern Abschnitte des interzellulären Gangsystems, das meiner Überzeugung nach der Ableitung der spezifischen Zellsekrete dient. Dass viele dieser kapillaren, zwischenzelligen Spalten, der Anordnung des fibrillären Bindegewebes entsprechend, nicht

immer von diesem ausgekleidet sein müssen, zeigt (Fig. 10, Taf. XXII, sk. kp.)

Fig. 15, 16, 17. Diese Figuren sollen einige von den kleineren Kernformen der chromaffinen Zellen vorführen. Die Kerne und das Plasma waren genau so wie in der Zelle 1, Fig. 10, Taf. XXII, gefärbt. Die Zellgrenzen sind nur durch einfache Linien angegeben.

Fig. 16 und 17. Die Kerne liessen fast gar keine Struktur erkennen, in Fig. 16 ist sie nur angedeutet. Der Kern in Fig. 17 ist ganz unregelmässig geformt und besitzt an seiner oberen Peripherie eine Einbuchtung. Etwas von ihm entfernt liegt im Plasma ein kleiner, rundlicher, etwas weniger lebhaft gefärbter Körper, über dessen Wesen ich nichts näheres aussagen kann. Diese unregelmässigen Kerne, in deren Nähe ein solches kugeliges Körperchen lag, kamen zwar nicht häufig, aber doch in einer relativ genügend grossen Anzahl von chromaffinen Zellen vor, so dass es sich nicht gut um einen Effekt der Vorbehandlung des Präparates oder der Schnittführung handeln konnte. In Fig. 15 liegt dem Kern oben eine mittelgrosse Vakuole an.

Fig. 19. Dieses Bild ist ein schlagender Beweis dafür, dass sich auch die Kerne der chromaffinen Zellen durch Chromverbindungen gelb färben können. Der Kern war sehr klein (vergl. mit ihm die Kerne in Fig. 12, 13, Taf. XXII und jenen der grauen chromaffinen Zelle [gr. Z.] in Fig. 1, Taf. XXI) und besass keine eigentliche Struktur. Diese war nur in Gestalt schattenhafter, etwas dunklerer Stellen angedeutet. Die gelben Kerne, die durchaus nicht gar zu selten vorkamen, waren stets klein. Die Nuance des Gelb schwankt bei den einzelnen Kernen zwischen einem lichten Strohgelb — und einem satten Orangegelb.

Tafel XXIII.

Fig. 22. Partie aus dem embryonalen nervösen Gewebe, das sich im Paraganglion suprarenale einer alten Henne (Gallus dometsicus ♀) vorfand. Mülllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 5 μ. Heidenhain: Eisenalaun-Hämatoxylin. Zeiss Ap. 4. Kompens.-Ok. 18. Tub. 160. Vergr. 1125.

Betreffs der ausführlichen Beschreibung dieser Figur muss ich auf den Text verweisen (Seite 640—646).

Fig. 23. Randpartie aus dem Paraganglion suprarenale und der Nebenniere („Rinde“) eines alten Würperweibchens (Lanius collurio). Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 10 μ. Cochenille-Alaun. Zeiss Ap. 4. Kompens. Ok. 4. Tub. 160. Vergr. 250. Diese Figur soll hauptsächlich in übersichtlicher Weise die innige Verschmelzung des embryonalen nervösen Gewebes (embr. nerv. gew.) mit einem sympathischen Ganglion (sy. gl.) und zugleich dem Paraganglion suprarenale zeigen. Der gleichmässig grau gehaltenen Nebenniere (nb.) liegt links ein mittelgrosses sympathisches Ganglion (sy. gl.) unmittelbar von aussen

an. Eine kleine Gruppe des embryonalen nervösen Gewebes (embr. nerv. gew.) berührt das Ganglion von rechts und erstreckt sich auch zungenförmig in das letztere hinein. Gleichzeitig ist das embryonale nervöse Gewebe zwischen die Zellstränge der Nebenniere eingegraben und verbindet sich nebstbei mit den chromaffinen Zellen in der innigsten Weise. Diese durchziehen das embryonale nervöse Gewebe (embr. nerv. gew.) nach allen Richtungen. An seiner dem Paraganglion suprarenale zugewendeten Seite liegen vereinzelte sympathische Ganglienzellen (sy. gz.) und gehäufte chromaffine Zellen. Die Ganglienzellen bilden nur die äusserste Fortsetzung des aussen gelegenen sympathischen Ganglions. Dieses setzt sich später in das Innere des Paraganglion suprarenale fort. Die Braunfärbuug (Cochenillewirkung) der chromaffinen Zellen ist eine so intensive, dass die Kerne vieler Zellen gar nicht oder aber nur mit Mühe zu sehen sind. Zahlreiche kleine, kreisrunde Vakuolen im Plasma.

Fig. 24a. Ein peripheres abdominales sympathisches Ganglion einer jungen Amsel (Turdus merula L.) mit anliegendem, embryonalem nervösem Gewebe (embr. nerv. gew.). Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 10 μ. Cochenille-Alaun. Zeiss Ap. 8. Kompens. Ok. 4. Tub. 160. Vergr. 125. Das embryonale nervöse Gewebe liegt hier in der Art eines Paraganglion dem sympathischen Ganglion (sy. gl.) von aussen an. Eine gemeinschaftliche bindegewebige Kapsel (bdg. kps.) umhüllt beide. Das embryonale nervöse Gewebe (embr. nerv. gew.) wird von gelben chromaffinen Zellen nach allen Richtungen durchzogen. Diese bilden entweder mehr isolierte Zellballen oder aber ein teilweise zusammenhängendes Netz von Zellsträngen. Zahlreiche Venen (ven) und Kapillaren (kpl) in der Peripherie (aber auch im Innern) des embryonalen nervösen Gewebes.

Fig. 24b. Ein Abschnitt aus dem embryonalen nervösen Gewebe der Fig. 24a. Zeiss Ap. 4. Kompens. Ok. 18. Tub. 160. Vergr. 1125. In dem kleinkernigen Grundgewebe A liegen verstreute typische grosskernige chromaffine Zellen (6, 7), ferner kleinkernige, mehr goldgelbe chromaffine Zellen (11). Diese Figur zeigt die innige Vermengung aller Zellarten. Betreffs der genauen Erklärung verweise ich auf den Text (S. 649—654). Ein Vergleich mit Fig. 22 derselben Tafel soll ferner die Gleichheit des kleinkernigen Gewebes A in beiden Fällen zeigen.

Die Paraganglien bei den Vögeln.

Von
M. U. Dr. **Wilhelm Kose**, Dresden.

Hierzu Tafel XXIV—XXVI und 2 Textfiguren.

Zweiter Teil.

6. Das Paraganglion caroticum.

I. Das Paraganglion caroticum der Krähen.

A. Histologie.

Die Zellen, welche am Halse und Herzen in innigster Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem stehen und das Paraganglion caroticum sowie die anderen daselbst befindlichen Paraganglien zusammensetzen, unterscheiden sich in mehrfacher Beziehung von den gelben chromaffinen Zellen. Am auffälligsten ist ihre Eigenschaft, bei Fixierung mit Chromgemischen ausnahmslos ungefärbt zu bleiben. Wie ich später genauer ausführen werde, müssen diese farblosen Zellen trotz aller zwischen ihnen und den gelben chromaffinen Zellen bestehenden Differenzen zu der Gesamtgruppe der chromaffinen Zellen gezählt werden. Im folgenden werde ich also die Zellen des Paraganglion caroticum, zum Unterschiede von den gelben chromaffinen, als farblose chromaffine Zellen bezeichnen.

Unter dem Paraganglion caroticum verstehe ich eine besonders grosse Anhäufung dieser farblosen chromaffinen Zellen, die konstant in der Nähe eines Epithelkörpers und grossen sympathischen Ganglion liegt. Ich halte diese Zellgruppe für ein der „Carotisdrüse" der Säugetiere gleichwertiges Organ und suche dies auch durch den Namen auszudrücken. Der von Kohn für die „Carotisdrüse" der Säugetiere vorgeschlagene Terminus — Paraganglion intercaroticum — kann aber bei den Vögeln nicht angewendet werden, da bei diesen das Paraganglion nicht an der Carotisbifurkation liegt. Weil aber letzteres sich stets in der Nähe der Carotis communis befindet und seine Hauptarterie ihren Ursprung aus dieser nimmt, so nenne ich es Paraganglion caroticum.

Zum leichteren Vergleiche der bei den einzelnen Krähen erhobenen Befunde stelle ich gleich hier eine gedrängte Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse an die Spitze meiner diesbezüglichen Ausführungen.

Alte Krähe α ♂.

a) Paraganglion caroticum von der rechten Halsseite.

1. Die drei grössten, senkrecht aufeinander stehenden Durchmesser betrugen:

   $d_1 = 0,5$ mm
   $d_2 = 0,4$ „
   $d_3 = 0,52$ „

2. Das Paraganglion caroticum lag dem kranialen Epithelkörper nur von aussen an. Die dünne bindegewebige Hülle des letzteren grenzte unmittelbar an das Geflecht feiner markloser Nervenfasern, welches das Paraganglion caroticum von aussen einhüllte.
3. Der besonders grosse kraniale Epithelkörper setzte sich aus zwei kleineren, teilweise miteinander verschmolzenen Epithelkörpern zusammen. Es bestand keine Hilusbildung in dem grossen Epithelkörper.
4. Das Paraganglion caroticum war vom Stamme der Carotis communis durch einen kleinen aber deutlichen Zwischenraum getrennt.
5. Der Reichtum des Paraganglion caroticum an marklosen und feinen markhaltigen Nerven war ein sehr grosser. Die Nerven umhüllten das Paraganglion caroticum nicht bloss an seiner Oberfläche, sondern durchzogen auch sein Inneres nach allen Richtungen.
6. In der Nähe des kaudalen Epithelkörpers lag ein grosses sympathisches Ganglion; vom Paraganglion caroticum war es ziemlich weit entfernt. Vom Ganglion zog in einem schwachen Bogen ein stärkeres Nervenstämmchen zum Paraganglion caroticum. Im Ganglion fanden sich nur zwei kleine Gruppen farbloser chromaffiner Zellen. Der zum Paraganglion caroticum hinziehende Nerv enthielt nicht eine einzige von diesen Zellen. Gelbe chromaffine Zellen waren nirgends aufzufinden.
7. An verschiedenen Stellen der Vorhöfe lagen mehrere Gruppen farbloser chromaffiner Zellen.

8. Aus der Carotis communis entsprang ein grösseres Arterienstämmchen, das sich nach kurzem Verlaufe in einen für die Thyreoidea und einen für das Paraganglion caroticum bestimmten Ast spaltete.
9. Der postbranchiale Körper fehlte vollständig.

Alte Krähe *α* ♂.

b) Paraganglion caroticum von der linken Halsseite.

1. Die drei grössten senkrecht aufeinander stehenden Durchmesser betrugen:

$d^1 = 0,52$ mm
$d_2 = 0,28$ „
$d_3 = 0,84$ „

2. Das Paraganglion caroticum zeigte in bezug auf den kranialen Epithelkörper ganz genau dieselbe Lage wie rechts.
3. Das Paraganglion caroticum war vom Stamme der Carotis communis durch einen kleinen aber deutlichen Zwischenraum getrennt. Die für das Paraganglion caroticum bestimmte Arterie entsprang direkt aus der Carotis communis.
4. Das grosse sympathische Halsganglion begann in der Nähe des kaudalen und erstreckte sich bis zum kranialen Epithelkörper. Vom Paraganglion caroticum war das Ganglion ziemlich weit entfernt. Im Gegensatze zu der rechten Halsseite war das Ganglion von zahlreichen und schönen Gruppen farbloser chromaffiner Zellen durchsetzt. Vom Ganglion aus zogen mehrere stärkere Nervenstämmchen zum Paraganglion caroticum. Während ihres Verlaufes dorthin enthielten sie viele Gruppen der farblosen chromaffinen Zellen, die stellenweise sehr gehäuft auftraten.
5. Der postbranchiale Körper war hier mächtig entwickelt. Er hüllte sämtliche zum Paraganglion caroticum hinziehenden Nerven allseitig ein. Dadurch kamen die mit den letzteren zusammenhängenden Anhäufungen der farblosen chromaffinen Zellen mitten zwischen die Zellgruppen des postbranchialen Körpers zu liegen.
6. Nirgends waren gelbe chromaffine Zellen aufzufinden.

Alte Krähe *β*.

Paraganglion caroticum von der linken Halsseite.

1. Die drei grössten Durchmesser des eigentlichen in der Nähe des kranialen Epithelkörpers befindlichen Paraganglion caroticum betrugen:

d_1 = 0,65 mm
d_2 = 0,4 „
d_3 = 0,45 „

2. Die Durchmesser des in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers befindlichen zweiten Paraganglion caroticum betrugen:

d_1 = 0,48 mm
d_2 = 0,19 „
d_3 = 0,13 „

3. Sowohl in der Nähe des kranialen als des kaudalen Epithelkörpers lag je ein aus vielen Einzelgruppen farbloser chromaffiner Zellen zusammengesetztes Paraganglion. Das eigentliche Paraganglion caroticum war merklich grösser und befand sich in der Nähe des kranialen Epithelkörpers. Es war von diesem durch einen deutlichen Spaltraum getrennt. Zahlreiche Nerven verbanden das Paraganglion caroticum mit dem zweiten tiefer unten liegenden Paraganglion und mit dem sympathischen Ganglion. Die Nerven und das Ganglion enthielten zahlreiche Gruppen der farblosen chromaffinen Zellen.
4. Das Paraganglion caroticum lag der Carotis communis unmittelbar an.
5. Die für das Paraganglion caroticum bestimmte Arterie nahm ihren Ursprung in folgender Weise aus dem Stamme der Carotis communis. Von dieser zweigte an einer dem Paraganglion caroticum zugekehrten Stelle eine stärkere Arterie ab. Ehe aber noch diese die Carotiswand völlig durchsetzt hatte, ging von ihr seitlich eine kleinere Arterie ab, die später direkt in das Paraganglion caroticum zog. Die eigentliche Fortsetzung der ursprünglichen grösseren Arterie teilte sich dann ausserhalb der Carotis communis alsbald in zwei Äste. Einer von ihnen war für die Thyreoidea, der andere für den postbranchialen Körper bestimmt.

6. Der postbranchiale Körper zeigte eine mächtige Entwicklung und reichte bis zum Paraganglion caroticum.
7. Nirgends fand ich gelbe chromaffine Zellen.

Junge noch blinde Nestkrähe γ.

a) Paraganglion caroticum von der linken Halsseite

1. Die drei grössten Durchmesser betrugen:

$d_1 = 0{,}36$ mm
$d_2 = 0.36$ „
$d_3 = 0.32$ „

Vergleichsweise seien hier die Durchmesser der am Herzen vorkommenden Paraganglien angeführt:

$d_1 = 0{,}42$ mm
$d_2 = 0.16$ „
$d_3 = 0.18$ „

2. Das Paraganglion caroticum lag in der Nähe des kranialen Epithelkörpers, von ihm durch einen kleinen Spaltraum getrennt. In der Nähe des kaudalen Epithelkörpers fand ich auch eine grössere Anhäufung der farblosen chromaffinen Zellen. Die Verhältnisse waren hier genau dieselben wie bei den zwei anderen Krähen auf der linken Halsseite.
3. Das Paraganglion caroticum berührte fast die Wand der Carotis communis, war aber sowohl von dieser als auch vom Epithelkörper durch einen kleinen Zwischenraum getrennt.
4. Die Carotiswand enthielt bis zu zwei Drittel ihrer Dicke zahlreiche schöne Gruppen farbloser chromaffiner Zellen. Diese standen nirgends in einem geweblichen Zusammenhange mit dem eigentlichen Paraganglion caroticum.
5. Das Paraganglion caroticum war mit dem zweiten tiefer unten liegenden Paraganglion und dem sympathischen Halsganglion durch zahlreiche marklose Nerven verbunden. Das Ganglion begann wie gewöhnlich in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers, reichte aber bis zum kranialen hinauf. Das Ganglion und die aus ihm hervorkommenden Nerven enthielten zahlreiche Gruppen farbloser chromaffiner Zellen, dagegen nicht eine einzige gelbe chromaffine Zelle.

6. Die für das Paraganglion caroticum bestimmte Arterie entsprang für sich allein direkt aus der Carotis communis.
7. Der postbranchiale Körper zeigte eine sehr mächtige Entwicklung. Er umgab das Paraganglion caroticum fast auf allen Seiten. Einzelne seiner Zellgruppen drängten sich bis in die Carotiswand vor.

Junge noch blinde Nestkrähe γ.

b) Paraganglion caroticum von der rechten Halsseite.

1. Die drei grössten Durchmesser betrugen:

$$d_1 = 0{,}4 \text{ mm}$$
$$d_2 = 0{,}54 \text{ ,,}$$
$$d_3 = 0{,}32 \text{ ,,}$$

2. Das Paraganglion caroticum lag diesmal ausnahmsweise in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers.
3. Das Paraganglion caroticum berührte die Carotiswand direkt. Diese enthielt gerade so wie auf der linken Halsseite mehrere Gruppen der farblosen chromaffinen Zellen.
4. Von der Carotis communis entsprangen an getrennten Stellen zwei für das Paraganglion caroticum bestimmte Arterien. Die innerhalb der Carotiswand gelegenen Gruppen der farblosen chromaffinen Zellen waren längs der einen Arterie angeordnet.
5. Das grosse sympathische Ganglion reichte vom kaudalen bis zum kranialen Epithelkörper.
6. Beide Epithelkörper berührten sich fast.
7. Vom sympathischen Ganglion zogen zahlreiche Nerven in das Paraganglion caroticum. Weder das Ganglion noch die Nerven enthielten farblose chromaffine Zellen.
8. Der postbranchiale Körper war hier bis auf wenige Zellgruppen reduziert.
9. Nirgends fanden sich im sympathischen Nervensystem am Halse und Herzen gelbe chromaffine Zellen, dagegen mehrere grössere Gruppen der farblosen chromaffinen Zellen an den Vorhöfen.

Eine vergleichende Durchsicht der gesamten bei den drei Krähen erhobenen Befunde zeigt, dass sowohl in bezug der gegen-

seitigen Lagerung des Paraganglion caroticum zu den Epithelkörpern, der Carotis communis und dem grossen sympathischen Ganglion, als betreffs des feineren Aufbaues des Paraganglion caroticum bei den einzelnen Krähen fast genau dieselben Verhältnisse vorlagen. Die kleinen und mehr unwesentlichen Differenzen, die aufzufinden waren, sollen später genauer besprochen werden.

Alle drei von mir untersuchten Krähen besassen in der gleichen Weise ein Paraganglion caroticum. Dieses bildete eine mächtige Anhäufung der zu Gruppen angeordneten farblosen chromaffinen Zellen. Das Paraganglion caroticum lag nur mit einer Ausnahme stets in der Nähe des kranialen Epithelkörpers; bloss bei der Krähe γ war es auf der rechten Halsseite dem kaudalen Epithelkörper angeschlossen. Bei der Krähe α lag es rechts und links, bei der Krähe γ bloss rechts dem Epithelkörper unmittelbar von aussen an, während es bei der Krähe β und γ auf der linken Halsseite durch einen Zwischenraum vom Epithelkörper getrennt war. Bei allen Krähen begann in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers ein grosses sympathisches Ganglion. Es reichte bei den einzelnen Krähen ungleich weit am Halse kranialwärts hinauf. Infolge seiner bedeutenden Grösse erstreckte es sich bis in die Nähe des kranialen Epithelkörpers, war aber von diesem regelmässig weiter als vom kaudalen Epithelkörper entfernt. Das Ganglion war stets in den Verlauf des ausserhalb der Halswirbelsäule befindlichen und längs der grossen Halsgefässe verlaufenden Abschnittes des sympathischen Halsgrenzstranges eingeschaltet. Eine grössere oder geringere Anzahl von verschieden starken Nervenstämmchen verband das Ganglion mit dem Paraganglion caroticum. Sowohl das Ganglion als diese Nerven enthielten in wechselnder Menge farblose chromaffine Zellen, niemals dagegen auch nur eine einzige gelbe chromaffine Zelle.

Bei der Krähe γ fehlten auf der rechten Halsseite die farblosen chromaffinen Zellen sowohl im Ganglion als auch in den von ihm zum Paraganglion caroticum hinziehenden sympathischen Nerven vollständig; bei der Krähe α fand ich, ebenfalls auf der rechten Halsseite, nur zwei kleine Gruppen von ihnen in der äussersten Ganglionperipherie, in den vom letzteren ausstrahlenden Nerven dagegen nicht eine einzige chromaffine

Zelle. Auffallend war es nun, dass bei allen drei Krähen sowohl das grosse sympathische Ganglion als auch die verschiedensten sympathischen Nerven auf der linken Halsseite stets von den farblosen chromaffinen Zellen in reichem Maße durchsetzt waren.

Im Innern des Ganglion bildeten letztere entweder verschieden grosse und mannigfach gestaltete Gruppen. oder aber sie lagen vereinzelt zwischen den Nervenfasern und Ganglienzellen, diesen oft sogar unmittelbar an. Die einzelnen Zellgruppen waren entweder rund, oval oder länglich und mehr unregelmässig. Einigemale besassen sie eine ausgesprochen dreieckige Form. In diesen Fällen waren die Paraganglien keilförmig und zwar mit der Spitze des Keiles dem Innern des Ganglion zugewendet, in die äusserste Peripherie des letzteren eingesenkt. Überhaupt lag die grössere Mehrzahl aller Paraganglien in der Peripherie des Ganglion. Einige Zellballen und vereinzelte chromaffine Zellen befanden sich ausserhalb des eigentlichen nervösen Gewebes des Ganglion mitten zwischen den bindegewebigen Fasern seiner Kapsel. Es kam aber auch stellenweise vor, dass manche Paraganglien sich noch weiter aus dem Ganglion entfernten und diesem nur von aussen unmittelbar anlagen. Eine Anzahl kleinerer oder grösserer Nerven sorgte dann manchmal für die Verbindung beider.

In bezug auf das Vorkommen der farblosen chromaffinen Zellen innerhalb der sympathischen Halsnerven lässt sich Ähnliches wie vom Ganglion aussagen. Die einzelnen Zellballen liegen auch hier mit Vorliebe in der Peripherie und viel seltener im Innern der einzelnen Nerven. Bestehen die Zellballen nur aus wenigen farblosen chromaffinen Zellen. oder aber besitzen sie im Verhältnisse zu dem Dickendurchmesser des betreffenden Nerven eine relativ geringe Grösse, so braucht der Nerv an diesen Stellen keine sichtbare Verbreiterung aufzuweisen. Die grossen Paraganglien dagegen führen zu einer lokalen Auftreibung der Nervenstämmchen oder ragen teilweise aus ihnen hervor. Dabei macht es öfters den Eindruck. als ob diese Paraganglien den Nerven nur von aussen anlägen. Es gelingt aber stets der Nachweis ihres direkten gegenseitigen und geweblichen Zusammenhanges. Es drängt sich einem dabei von selbst die Frage auf,

ob diese weitgehende und gesetzmässige Verbindung der farblosen chromaffinen Zellen mit dem sympathischen Nervensystem den Ausdruck ihrer genetischen Zusammengehörigkeit bildet, oder aber bloss auf einer sekundären geweblichen Verschmelzung beider beruht. Das letzte und entscheidende Wort wird in dieser Frage gerade so wie bei den gelben chromaffinen Zellen die Entwicklungsgeschichte zu sprechen haben. Ich glaube aber, dass man gerade bei den farblosen chromaffinen Zellen auch mit rein histologischen Methoden dem Ziele sehr nahe kommen kann. Da mir, wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, die vitalen Methylenblaufärbungen an den später in Paraffin eingebetteten und geschnittenen Objekten nicht gelangen, so versuchte ich auf andere Weise Klarheit in die betreffenden Verhältnisse zu bringen. Zur genaueren Erkenntnis der geweblichen Verknüpfung der farblosen chromaffinen Zellen mit dem sympathischen Nervensystem eignen sich in erster Linie die diversen Bindegewebsfärbungen. Bei Schilderung des Paraganglion suprarenale habe ich die Schwierigkeiten die sich einer scharfen und verlässlichen Färbung des fibrillären Bindegewebes mit allen Säurefuchsin enthaltenden Gemischen entgegenstellen, ausführlich erwähnt. Im Kapitel „Paraganglion caroticum der Hühner" werde ich auf diese Tatsache nochmals zu sprechen kommen. Ich verweise daher, um Wiederholungen zu vermeiden, auf diese betreffenden Abschnitte, da das Bindegewebe des Paraganglion caroticum der Krähen sich gerade so verhält. Erwähnen muss ich an dieser Stelle nur folgenden eigentümlichen Befund. Das gesamte in den durch die Halsorgane der jungen Krähe γ geführten Schnitten enthaltene fibrilläre Bindegewebe färbte sich mit der von Hansen angegebenen Mischung gar nicht oder nur kaum merklich. Das Präparat war in einer konzentrierten Sublimatkochsalzlösung fixiert gewesen. Dieselbe Farbmischung färbte fibrilläres Bindegewebe, nach Vorbehandlung der Präparate in Müller-Formol (9:1), tadellos. In den Schnitten des ersten in Sublimatkochsalz fixierten Präparates ergab mir die Methode Mallory-Stöhr gute Resultate. Auch die Freebornsche Methode gab stets eine schöne und verlässliche Färbung des Bindegewebes, hauptsächlich nach Fixierung der Prä-

parate in der Mischung Müllersche Flüssigkeit 9: Formol 1. Das schwärzlich blau gefärbte Bindegewebe sämtlicher sympathischer Nerven war bis in seine feinsten Verzweigungen leicht zu verfolgen. Die vom endoneuralen Bindegewebe eingehüllten marklosen Nervenfaserbündel müssen wenigstens zum grossen Teil denselben Weg wie ersteres einschlagen. Man kann sich daher aus der Verteilung des endoneuralen Bindegewebes ein Urteil über die Verbreitung der marklosen Nervenfaserbündel bilden. Dies ist der Grund, warum ich dem Verlaufe des endoneuralen Bindegewebes meine grösste Aufmerksamkeit zuwendete.

Bei Schilderung der feineren histologischen Details halte ich eine gesonderte Besprechung der kleinen und grossen Paraganglien für zweckmässig. Da die letzteren ganz genau denselben Aufbau wie die Zellballen des Paraganglion caroticum besitzen, so werden sie in Gemeinschaft mit diesem besprochen werden.

Die kleineren, oft nur aus zwei bis drei, manchmal dagegen aus 10—20 farblosen chromaffinen Zellen zusammengesetzten Paraganglien, mögen sie nun in den Nerven oder dem Ganglion liegen, werden niemals durch eine eigene bindegewebige Kapsel von den Nervenfasern geschieden. Diese umgeben vielmehr allseitig und unmittelbar die verschiedenen Gruppen der farblosen chromaffinen Zellen. Sehr selten kommt es vor, dass das endoneurale Bindegewebe in der nächsten Umgebung der Paraganglien stellenweise eine leichte Verstärkung aufweist und dadurch gewissermassen eine bindegewebige Kapsel bildet. Tatsächlich setzt dieses verstärkte endoneurale Bindegewebe an diesen Orten nur ein dichteres von Lücken durchsetztes Flecht- und Gitterwerk zusammen, durch welches die marklosen Nervenfasern in das Innere des Paraganglion ziehen.

Das in der Peripherie der Paraganglien angeordnete endoneurale Bindegewebe dringt nämlich in das Innere der Paraganglien und verteilt sich hier in verschiedener Weise. Entweder umfassen seine Fortsetzungen nur Gruppen von chromaffinen Zellen oder aber jede einzelne von ihnen wird von bindegewebigen Fasern und Faserbündeln korb- oder maschenartig umgeben. Nach meinen Beobachtungen kann ich

nicht daran zweifeln, dass im letzteren Falle jede einzelne chromaffine Zelle auch von den marklosen Nervenfasern in ähnlicher Weise umsponnen sein wird. Verteilte sich aber das endoneurale Bindegewebe bloss in der Peripherie des Paraganglion ohne in sein Inneres einzudringen, dann fehlte mir an solchen Stellen die wichtigste Handhabe zur Beurteilung der Verbreitung der marklosen Nervenfasern. In allen diesen Fällen konnte ich nur soviel mit Sicherheit erkennen, dass diese Paraganglien an ihrer gesamten Oberfläche unmittelbar von marklosen Nervenfasern umsponnen waren und sich nirgends eine bindegewebige Kapsel zwischen beide trennend einschob.

Die vom Bindegewebe zu Gruppen zusammengefassten farblosen chromaffinen Zellen liegen entweder epithelartig und unmittelbar aneinander oder sind manchmal durch dünne interzelluläre Spalträume teilweise voneinander getrennt. Diese Spalten besitzen manchmal eine gewisse entfernte Ähnlichkeit mit Sekretkapillaren. Bei einer Anzahl von ihnen handelt es sich aber gewiss um Kunstprodukte.

Es gibt nun eine genügende Anzahl von Gruppen oder kleinen Paraganglien, in denen, wenigstens im fixierten Präparate, die einzelnen farblosen chromaffinen Zellen in Gestalt eines kernhaltigen Syncytium angeordnet sind. Zur Veranschaulichung des eben Gesagten mögen Fig. 2, Taf. XXIV und die Figuren 9 und 15, Taf. XXV, dienen. Beide stammen von derselben Krähe. Der Schnitt, aus welchem die Figur 15 stammt, wurde zuerst mit Hämatoxylin (Delafield) und dann nach van Gieson gefärbt. Hier liegt mitten in einem längs getroffenen sympathischen Nerven mittleren Kalibers eine Gruppe von acht chromaffinen Zellen. Sie wird allseitig und unmittelbar von den marklosen Nervenfaserbündeln umsponnen. An der rechten Seite des Paraganglion liegt ein Zug schräg und quer getroffener Nervenfaserbündel, dem spärliche und dünne markhaltige Fasern beigemischt sind. Selbst mit den stärksten Vergrösserungen war nirgends auch nur eine Andeutung einer Zerfällung des die Kerne umgebenden Protoplasma in einzelne Zellen wahrzunehmen. Das Plasma bildete vielmehr eine einheitliche Grundmasse, in welche die dichtgedrängten Kerne eingesenkt waren. Nur am oberen Rande des Paraganglion wurde ein einziger Kern mit

einem Teile des Plasma durch eine bindegewebige Faser vom übrigen Paraganglion abgetrennt. Der längliche helle, dem Paraganglion links oben unmittelbar anliegende Kern (endonr. kr.[1]) gehört dem endoneuralen Bindegewebe an. Ein ähnlicher Kern (endonr. kr.[2]) liegt am rechten Rande der Zeichnung.

Als zweites Beispiel sei Fig. 2, Taf. XXIV, angeführt. Dieser Schnitt wurde nach der Methode von Mallory-Stöhr gefärbt. Das Ganze stellt ein kleines Paraganglion aus dem Innern des grossen sympathischen Halsganglion dar. Das Paraganglion wurde gerade so wie jenes in der Figur 15 von den Nervenfasern allseitig umgeben und besass keine eigene bindegewebige Kapsel. Die peripheren Nervenfasern sind der Einfachheit wegen diesmal nicht miteingezeichnet worden. Die länglichen, dunkler blau gefärbten Kerne in der Peripherie des Paraganglion gehören schon dem endoneuralen Bindegewebe an. An der einen Seite stiess eine Ganglienzelle (gz.) unmittelbar an das Paraganglion. Dies bestand aus zwölf Zellen. Sieben von ihnen lagen so ziemlich in derselben Ebene. Die Kerne befanden sich auch hier in einer vollkommen einheitlichen, leicht bläulich-grau gefärbten protoplasmatischen Grundmasse. Von dem peripheren endoneuralen Bindegewebe zog ein schwaches Faserbündel in das Innere des Paraganglion und zerfällte es in zwei ungleiche Hälften. In den Verlauf dieses dünnen, bindegewebigen Septum ist gleich am Rande des Paraganglion ein etwas dunkler blau gefärbter dreieckiger Kern (endonr. kr.[1]) eingeschaltet, der aber nur den Anschnitt eines mehr länglichen Kernes bildet.

Fig. 9, Taf. XXV, ist endlich ein Querschnitt durch einen kleinen sympathischen Nerven. Eine Hälfte wird von spärlichen Nervenfasern, die andere von einer aus drei farblosen chromaffinen Zellen bestehenden Gruppe eingenommen. Die Zellen (chrz.[1]) und (chrz.[2]) lagen etwas höher als die Zelle (chrz.[3]), deren Kern nur als ein längliches weisses (wie leeres) Feld zu erkennen ist. Eine zarte, vom Epineurium (epnr.) abzweigende bindegewebige Faser trennt die Zellen 1 und 2 voneinander. Sie war aber infolge ihres welligen Verlaufes ohne Verstellung der Mikrometerschraube nur bruchstückweise zu sehen und wurde deshalb auch so wiedergegeben. Zelle (chrz.[2]) und (chrz.[3]) waren dagegen miteinander syncytial vereint. (Die Figuren 2 und 9 wurden der Einfachheit wegen schwarz reproduziert.)

Beim Anblick solcher Paraganglien wie in Fig. 2, Taf. XXIV und Fig. 15, Taf. XXV, wird man sofort in lebhafter Weise an die von Sigm. Mayer (15—17) im Sympathicus von Reptilien und Amphibien beschriebenen sog. „Kern- oder Zellennester" erinnert. Wiewohl diese Bildungen schon früher von einigen Forschern wie Kölliker, Courvoisier und Beale (cit. nach Sigm. Mayer) und auch Leydig beobachtet worden waren, so hat doch Sigm. Mayer als erster im Jahre 1872 ihrer näheren Erforschung seine ausgedehnten und systematischen Untersuchungen gewidmet. S. Mayer fand im Sympathicus von Kröten, Salamandern und Tritonen zwischen den typischen Bestandteilen eigenartige „vielkernige Körper", die er als „Kern- oder Zellennester" bezeichnete. Die Beschreibung, die Mayer von ihnen gibt, passt in so auffallender Weise auch für viele Paraganglien des Vogels, dass ich an dieser Stelle einiges aus seiner Arbeit (16) wörtlich anführen möchte.

Seite 3: „Entweder mitten unter den gewöhnlichen Nervenzellen oder zwischen markhaltigen und marklosen Nervenfasern, auch wohl den genannten Fasern nur seitlich angelagert, oder solitär im Bindegewebe, finden sich vielkernige Körper, die sich auf den ersten Blick von dem Aussehen der Nervenzellen unterscheiden. In ihrer Grösse zeigen sie sich den grössten Differenzen unterworfen. Ihrer Form nach zeigen sie ebenfalls sehr grosse Verschiedenheiten; sie sind ebenso häufig rund als oval und ihre Begrenzung erscheint umso regelmässiger, je kleiner sie sind: die grössten vorkommenden Gebilde sind der Regel nach unregelmässig gestaltet. Die in Rede stehenden Körper sind entweder von einer Hülle, welche öfters eingestreute Kerne zeigt, umkleidet, oder sie entbehren einer solchen. Gar nicht selten kommt es vor, dass sich die Hülle in das Innere eines Körpers hereinzieht und denselben in zwei oder mehrere Abteilungen, die immer mehrere Kerne enthalten, zerfällt, ähnlich wie sich die Hülle eines Ganglion in dasselbe fortsetzt und Scheidewände zwischen den einzelnen Zellen herstellt." Vergl. hierzu die Fig. 2, Taf. XXIV und Fig. 15, Taf. XXV.

Seite 4 unten fährt Mayer fort: „Die in einem Körper vorkommenden Kerne sind entweder von deutlich voneinander abgegrenzten Partien der Grundsubstanz umgeben, so dass man

von einer Gruppe kleiner kernhaltiger Zellen zu sprechen berechtigt wäre, öfters aber sind die Kerne in die feinkörnige Grundsubstanz eingetragen, so dass eine Sonderung in discrete Zellen entweder gar nicht oder nur undeutlich zu constatiren ist."

Schon damals erkannte Mayer, dass die Kern- oder Zellennester eine eigene Stellung einnehmen. Er sagt auf Seite 7: „Wir ersehen aus diesen Angaben zur Genüge, dass es nicht gestattet ist, die geschilderten Nester von Kernen oder Zellen in die Kategorie der Nervenzellen schlechtweg zu verweisen.

Wir glauben vielmehr Gründe zu haben zur Aufstellung der Behauptung, dass wir in den Kern- oder Zellennestern Gebilde sui generis vor uns haben, welche aber zu der morphologischen Gruppe des Nervengewebes zu rechnen sind."

Gerade so wie bei den einzelnen Vögeln der Gehalt des Sympathicus an chromaffinen Zellen ein sehr verschiedener sein kann, so wurden auch von S. Mayer ähnliche Schwankungen bei Reptilien und Amphibien nachgewiesen. Mayer konnte die „Kern- oder Zellennester" bei Kröten, Salamandern und Tritonen in allen Abschnitten des Sympathicus ausnahmslos nachweisen, während bei Fröschen bei einzelnen Individuen manchmal zwar die Zellen sehr gehäuft vorkamen, bei anderen aber nur spärlich zu finden waren. Nach dem Stande der heutigen Forschung unterliegt es keinem Zweifel, dass die von S. Mayer beschriebenen Formationen echte Paraganglien, d. h. Anhäufungen von chromaffinen Zellen waren. Interessant ist nun die weitgehende Ähnlichkeit, ja teilweise völlige Übereinstimmung im Vorkommen und im Aufbaue der einzelnen Paraganglien sowohl bei Reptilien und Amphibien als auch bei den Vögeln.

Nach dieser literarischen Abschweifung wende ich mich nun der Beschreibung des eigentlichen Paraganglion caroticum zu. Zu Beginn und Schluss der Serie, vor dem Auftreten und nach dem Verschwinden des eigentlichen zelligen Parenchyms des Paraganglion caroticum, lag stets an seiner Stelle ein von sympathischen Nerven gebildetes Netzwerk. Die Nerven entsprangen grösstenteils aus dem grossen sympathischen Ganglion. Die Lücken in dem nervösen Geflechte wurden im Verlaufe der Serie von verschieden grossen Anhäufungen der farblosen chromaffinen Zellen ausgefüllt. Fig. 4, Taf. XXIV, gibt

einen kleinen Ausschnitt aus den äusseren Randpartien des Paraganglion caroticum wieder. Der untere, linke und rechte Rand der Figur stellt die äussere Peripherie des Paraganglion caroticum dar, während oben an der mit einer Klammer und einem Kreuzchen (——+——) bezeichneten Stelle das eigentliche Parenchym des Paraganglion caroticum sich weiter fortsetzt. Der Zellballen (zb.[1]) hat eine mehr längliche, jener (zb.[2]) eine mehr ovale Gestalt. Der dritte Zellballen (zb.[3]) ist nur angeschnitten, er liegt dem Zellballen (zb.[1]) links an und besteht vorerst nur aus wenigen farblosen chromaffinen Zellen. Das ganze Paraganglion caroticum enthielt ca. 15—20 grössere Zellballen. Die meisten von ihnen wurden in gleicher Weise wie die Zellballen (zb.[1—3]) von den sympathischen Nerven (syn.) *unmittelbar* und *allseitig* umgeben. *Sie besassen keine eigene bindegewebige Kapsel.* Manche Zellballen, besonders die in der Peripherie gelegenen, zeichneten sich im *Gegensatze hierzu durch den Besitz einer dünnen bindegewebigen Hülle aus.* Links, rechts und oben ziehen mehrere sympathische Nerven (sy. n.) in das Paraganglion caroticum. Durch Teilung und gegenseitige Verflechtung bilden sie dann das maschige *Grundgewebe*, in welchem die einzelnen Zellballen ruhen. Im Innern der zwischen den letzteren verlaufenden Nerven findet man zahlreiche einzelne oder zu kleinen Gruppen gehäufte farblose chromaffine Zellen (chrz.), die an ihren, von scharf konturierten und oft wie leeren Höfen umgebenen Kernen leicht kenntlich sind. Ich kann es hier gleich vorweg erwähnen, dass *diese scharfen Begrenzungslinien durch das endoneurale Bindegewebe erzeugt werden.* Später werden diese Verhältnisse ausführlich besprochen werden.

An vielen Stellen biegen stärkere oder schwächere Nervenfaserzüge in das Innere der einzelnen Zellballen und zerfällen diese vollständig oder teilweise in verschiedene Untergruppen. Der Hauptsache nach werden die Zellballen aus den farblosen chromaffinen Zellen aufgebaut. Zwischen ihnen befindet sich aber ein kernreiches und faseriges Gewebe, über dessen Charakter man bei der blossen Anwendung von Kernfarbstoffen im unklaren bleibt. Dieses fragliche Gewebe besorgt seinerseits eine weitere Einteilung der Zellballen in eine verschiedene Zahl von Unterabteilungen. Die Zellballen sind von einer auffallend grossen

Zahl von Kapillaren und kleinen Arterien nach allen Richtungen hin durchzogen und auch auf ihrer Aussenseite umsponnen. Venen konnte ich mit Sicherheit nur in der Peripherie des Paraganglion caroticum auffinden.

Kurz zusammenfassend kann ich daher sagen: Das Grundgewebe des Paraganglion caroticum, in dessen Lücken die zu Gruppen gehäuften farblosen chromaffinen Zellen liegen, wird ausschliesslich von sympathischen Nerven gebildet, die sich nach allen Richtungen hin aufs innigste durchflechten. Die meisten Zellballen besitzen an ihrer Peripherie keine eigene bindegewebige Kapsel, sondern werden von den Nervenfasern direkt umsponnen. Nur wenige in der Peripherie des Paraganglion caroticum befindliche Zellballen weisen eine dünne bindegewebige Kapsel auf. Die grösseren Zellballen sind durch deutliche Züge markloser Nervenfasern und ein vorläufig noch nicht näher bestimmbares, kernreiches Gewebe in eine Anzahl von Untergruppen gesondert. Die Vaskularisation des Paraganglion caroticum ist eine äusserst reiche.

Das sind die Ergebnisse, die man beim Studium solcher Schnitte erhält, die bloss mit Kernfarbstoffen gefärbt wurden. Ich möchte an dieser Stelle hervorheben, dass sich zu diesem Zwecke am besten das Hämatoxylin (Delafield) eignet, da sich das endoneurale Bindegewebe dabei schwach violett mitfärbt und daher viel leichter in seiner weiteren Verbreitung zu verfolgen ist, als z. B. in solchen Schnitten, die mit Cochenille gefärbt wurden.

Benützen wir aber zur Klarlegung des Verlaufes der bindegewebigen und elastischen Fasern die eigens für diesen Zweck gebräuchlichen Färbungsmethoden, dann gestaltet sich die Zusammensetzung des Paraganglion caroticum in vieler Beziehung komplizierter, auch findet meines Erachtens das zwischenzellige kernreiche Gewebe dabei seine richtige Erklärung.

Das Paraganglion caroticum besass bei keiner Krähe eine vom Nervensystem getrennte, bindegewebige Kapsel. Seine äussere Begrenzung bildeten ausschliesslich die periphersten Lagen des nervösen Grundgeflechtes. Die zum Paraganglion caroticum gehörigen Nerven sondern sich von selbst in zwei grosse Gruppen. Ein Teil von ihnen verläuft hauptsächlich nur an der Oberfläche des Paraganglion caroticum, der andere

dringt alsbald in sein Inneres zwischen die einzelnen Zellballen. Alle Nerven besitzen vor ihrem Zusammentritte zum Paraganglion caroticum ein verschieden starkes Epineurium. Dieses besteht aus dünnen, dichtgedrängten, mit spärlichen elastischen Fasern vermengten, bindegewebigen Faserbündeln, zwischen welche wenige kleine und schmale Kerne eingelagert sind. Jene Nerven nun, welche ausschliesslich an der Oberfläche des Paraganglion caroticum weiterziehen, verlieren für gewöhnlich bald nach ihrer Verbindung mit dem Paraganglion caroticum an ihrer dem letzteren zugekehrten Seite ihr Epineurium. Dieses fasert sich auf und dringt in gemeinschaftlichem Zuge mit den Fortsetzungen des endoneuralen Bindegewebes in das Innere der einzelnen Zellballen. Manchmal umgeben septenartige Fortsetzungen des Epineurium die Zellballen zum Teil bloss an ihrer Oberfläche. Die Nerven bleiben also bloss an ihrer dem Paraganglion caroticum abgewendeten Seite vom Epineurium eingehüllt. Das Bindegewebe der epineuralen Scheide jener Nerven, die direkt in das Innere des Paraganglion caroticum eindringen, verteilt sich meist bloss an der Oberfläche des Paraganglion caroticum, während die einer besondern Hülle entkleideten Nerven weiter zwischen die einzelnen Zellballen ziehen. Nur selten behalten diese Nerven ihr Epineurium noch auf kürzere Strecken bei. So kommt es, dass die allergrösste Mehrzahl der im Innern des Paraganglion caroticum befindlichen sympathischen Nerven hüllenlos ist. Die Nerven liegen dann den Zellballen unmittelbar an. Nur an jenen Stellen, an denen die Nerven noch vom Epineurium überzogen sind, bildet dieses gewissermassen eine bindegewebige Scheidewand zwischen ihnen und den Zellballen. Wir werden aber alsbald sehen, dass diese Trennung nur eine scheinbare ist. Die an der Oberfläche des Paraganglion caroticum verlaufenden Nerven bilden durchaus nicht eine überall geschlossene Gewebsschichte, sondern gerade so wie im Innern des Paraganglion caroticum nur ein maschiges Flechtwerk. Die ihnen zunächst liegenden Zellballen ragen durch diese Lücken bis an die Oberfläche des Paraganglion caroticum, oder aber wölben sich mehr minder über diese noch hervor. An diesen Stellen besitzen sie eine dünne bindegewebige Umhüllung, die sich bei genauem Zusehen als eine Fortsetzung des epineuralen Binde-

gewebes der benachbarten Nerven erweist. Auch nach innen zu kann man diese Kapsel noch streckenweise verfolgen.

Kommt also auch dem Paraganglion caroticum keine eigene, vom Nervensystem getrennte bindegewebige Hülle zu, so wird es dennoch an seiner Oberfläche von dünnen Lagen des epineuralen Bindegewebes aller jener Nerven umschlossen, die zum Paraganglion caroticum hinziehen. Auch die über die Oberfläche hervorragenden Zellballen werden von den Fortsetzungen dieses epineuralen Bindegewebes kapselartig zum Teil umkreist.

Diese Verhältnisse sind im Paraganglion caroticum infolge der Häufung der Zellballen und der gegenseitigen und weitgehenden Durchflechtung der sympathischen Nerven durchaus nicht immer leicht zu erkennen. Man erlangt eine viel bessere Übersicht, wenn man die zahlreichen Nerven vor ihrem Eintritte in das Paraganglion caroticum durchmustert. Sie enthalten nämlich zahlreiche vereinzelte oder gruppenweise gehäufte farblose chromaffine Zellen. Die kleineren Zellballen wurden im vorhergehenden bereits besprochen und es erübrigt nur noch eine Beschreibung der grösseren Paraganglien. Diese führen entweder zu einer lokalen Verbreiterung der betreffenden Nerven oder treten zu einem kleineren oder grösseren Teil aus den letzteren heraus. Würde man nicht die Serienschnitte genau verfolgen, so müsste man manchmal annehmen, dass diese Zellballen den Nerven nur von aussen anlägen. Es zeigte sich aber fast immer, dass sie in Gestalt vereinzelter farbloser chromaffiner Zellen zwischen den Nervenfasern beginnen und erst durch eine allmähliche Anhäufung der chromaffinen Zellen entstehen und anwachsen. Schliesslich ragen sie aus dem Nerven heraus. Das Epineurium des letzteren wird an dieser Stelle dann vorgewölbt und entsendet wohl auch Faserzüge in das Innere des Nerven, die den Zellballen teilweise von dem Nerven trennen. Besitzen nun solche Zellballen eine ganz besondere Grösse, dann ragen sie so weit aus dem Nerven heraus, dass ihre periphersten Abschnitte in einzelnen Schnitten einen von Bindegewebszügen völlig eingehüllten, neben dem Nerven gelegenen Zellballen darstellen. Ein genaues Studium der Serie ergibt aber, dass diese Zellballen sich ohne Unterbrechung bis in das Innere

der Nerven verfolgen lassen. Die bindegewebige Kapsel dieser scheinbar isolierten Paraganglien ist nur das an dieser Stelle besonders weit vorgetriebene Epineurium des Nerven. Die Zellballen liegen also gar nicht, wie es den Anschein hat, ausserhalb, sondern eigentlich innerhalb der sympathischen Nerven und ragen manchmal nur streckenweise besonders weit aus den letzteren heraus.

Überschreitet die Grösse der einzelnen Zellballen den Dickendurchmesser der Nerven nur um ein Geringes, so führen erstere, je nach ihrer Gestalt, entweder zu einer mehr spindelförmigen oder kugelförmigen Auftreibung des Nerven. Manchmal ragen die Paraganglien rosenkranzartig aus den Nerven hervor. Das Epineurium überzog aber jedesmal ohne Unterbrechung die Oberfläche dieser Zellballen. Treten an einen grösseren Zellballen mehrere kleine Nerven heran, dann gestaltet sich ihre gegenseitige Verbindung folgendermassen: Das Epineurium der Nervchen verteilt sich an der Oberfläche des Paraganglion, während die Nerven zum grossen Teil in sein Inneres gelangen. Verschieden starke Bündel markloser Nervenfasern umkreisen das Paraganglion auch an seiner Oberfläche.

Es gibt nun eine ganze Reihe von Vögeln (Gimpel, Zeisig, Kreuzschnabel), bei welchen eine Anzahl kleiner kugeliger chromaffiner Zellballen den Nerven nur von aussen anliegen, ohne sich in das Innere der letzteren zu erstrecken. Diese Paraganglien besitzen eine eigene bindegewebige Hülle, von welcher ich nicht aussagen kann, ob sie als eine Fortsetzung des Epineurium aufgefasst werden kann. Trotz dieser räumlichen Scheidung konnte ich fast immer den Eintritt von Nervenfasern in diese Paraganglien beobachten.

Ein Vergleich zwischen den mehr vereinzelt im peripheren sympathischen Nervensystem gelegenen Paraganglien und dem eigentlichen Paraganglion caroticum ergibt nun mit Sicherheit die Tatsache, dass die gewebliche Verbindung der farblosen chromaffinen Zellen mit dem sympathischen Nervensystem stets die gleiche ist. Es besteht nicht der geringste wesentliche Unterschied zwischen den peripheren Paraganglien und dem Paraganglion caroticum. Letzteres ist eben nichts anderes als eine besonders grosse und dichtgedrängte Anhäufung farbloser chromaffiner Zellen und sympathischer Nerven.

Es erübrigt nun zum Schlusse eine genauere Schilderung des Verhaltens der Nerven im Innern der Zellballen, sowie eine Erklärung des kernreichen zwischen den farblosen chromaffinen Zellen liegenden Gewebes. Überall dort, wo die sympathischen Nerven ohne ein trennendes Epineurium die Zellballen einhüllen, erfolgt an der Grenze beider eine allmähliche und fortschreitende Auflösung der Nerven. Einzelne oder zahlreiche marklose Nervenfaserbündel biegen direkt aus dem Nerveninnern ab und ziehen zwischen die chromaffinen Zellen. Ich lege der nun folgenden Beschreibung, wie ich nochmals hervorheben will, nur mit spezifischen Bindegewebsfarben tingierte Schnitte zugrunde und werde mich bemühen, zu zeigen, dass man aus der Verteilung des endoneuralen Bindegewebes auf jene der marklosen Faserbündel, nicht aber einzelner markloser Achsenzylinder, schliessen kann.

Fig. 11 und 12, Taf. XXV, stellen Randpartien zweier im Innern des Paraganglion caroticum gelegener Zellballen dar. Diese waren allseitig von sympathischen Nerven umgeben, die ihre epineurale bindegewebige Scheide bereits früher vollständig verloren hatten. Beide Figuren stammen aus einem Schnitte, der nach der Methode von Mallory-Stöhr gefärbt worden war. Der Einfachheit halber wurden die Zeichnungen bloss schwarz gehalten. Das Bindegewebe hatte sich in beiden intensiv schwarzblau gefärbt. Infolge der bekannten Anordnung des endoneuralen Bindegewebes erhielten die längsverlaufenden sympathischen Nerven ein streifiges Aussehen. Betrachten wir zuerst Fig. 12. Direkte Fortsetzungen des endoneuralen Bindegewebes strahlen zwischen die einzelnen chromaffinen Zellen ein und umgeben jede für sich in Gestalt von breiten Maschen. Im ganzen liegen hier dem Nerven vier chromaffine Zellen unmittelbar an. Zwei von ihnen (chrz.[4], chrz.[5]) enthalten Kerne, während die anderen zwei (chrz.[2], die mittlerste ist unbezeichnet) kernlos sind. Ihr zugehöriger Kern lag im folgenden Schnitte. Diese chromaffinen Zellen bilden daher in dieser Figur zum Teil leere nur spärliches Plasma enthaltende Felder, die ebenfalls von direkten Fortsetzungen des endoneuralen Bindegewebes maschenartig eingefriedet werden. Das kleinmaschige Gitterwerk (n. qu.) an der oberen Seite der chromaffinen Zelle (chrz[2]) ist der Querschnitt durch ein feines markloses Nervenfaserbündel. Links am Rande

der Zeichnung liegt noch eine vereinzelte farblose chromaffine Zelle (chrz.[3]), die ebenfalls von Fortsetzungen des endoneuralen Bindegewebes eingehüllt wird.

Der Verlauf der in das Innere der Zellballen eingedrungenen Fortsetzungen des endoneuralen Bindegewebes ist in den einzelnen Zellballen, oder an verschiedenen Stellen ein und desselben Ballens ein verschiedener. Entweder lösen sich die bindegewebigen Faserbündel alsbald netz- oder korbartig in der Peripherie der einzelnen chromaffinen Zellen auf wie in Fig. 12 und 11, Taf. XXV, oder aber sie durchziehen als schmälere und breitere Faserzüge den Zellballen. Fig. 10, Taf. XXV, gibt eine solche Stelle aus einem dritten Zellballen derselben Krähe wieder. Dieser war genau so wie die beiden ersten überall von Nerven umhüllt, die kein Epineurium mehr besassen. An seiner ganzen Peripherie bogen aus den letzteren Fortsetzungen des endoneuralen Bindegewebes in das Innere des Zellballens. Sämtliche dunkeln zwischen den farblosen chromaffinen Zellen verlaufenden Linien sind Fortsetzungen des endoneuralen Bindegewebes. Sie bilden um die einzelnen chromaffinen Zellen Maschen oder Körbe. In der Fig. 10 ist nur ein Bruchstück dieses bindegewebigen Netzwerkes bei einer maximalen Verstellung des Tubus um 0,002 mm wiedergegeben, um eventuellen Ungenauigkeiten aus dem Wege zu gehen, die sich bei Kombinierung der Zeichnung hätten vielleicht ergeben können. Das bindegewebige Netzwerk ist tatsächlich aber ein viel reicheres als es so den Anschein hat. Die ob ihres gekrümmten Verlaufes nur teilweise getroffenen Faserbündel und einzelnen Fasern sind bei einer weiter fortgesetzten Verstellung des Tubus und auch in den folgenden Schnitten oft auf weitere Strecken hin zu verfolgen. In der Fig. 11, Taf. XXV, liegen dem hüllenlosen Nerven bloss zwei farblose chromaffine Zellen direkt an. Die linke (chrz[1]) ist kernhaltig, die rechte (chrz.[4]) kernlos. Ihr Kern erschien erst im folgenden Schnitte. Das Bild stimmt hier völlig mit jenem in Fig. 12 überein. Auch hier verteilen sich die direkten Fortsetzungen des endoneuralen Bindegewebes zwischen den chromaffinen Zellen. Diese Fig. 11 bietet aber noch gewisse Eigentümlichkeiten dar. Die einzelnen farblosen chromaffinen Zellen (chrz[1] [4]) sind stellenweise von einem kleinmaschigen Faserwerke (n. qu. und n. qu.[1–3]) umgeben, das sich ebenfalls intensiv

blau gefärbt hatte und auch durch die anderen Bindegewebsfärbungen deutlich zur Darstellung gebracht werden konnte. Es gelingt nun fast ausnahmslos nachzuweisen, dass es sich dabei um Querschnitte markloser Nervenfaserbündel handelt. Oft bestehen diese nur aus zwei bis drei Bündeln und können so ein plasmatisches Netzwerk vortäuschen. Bei genauestem Zusehen bemerkt man zahlreiche intensiv blau gefärbte Pünktchen, die hauptsächlich in den Knotenpunkten des Netzwerkes liegen, sonst aber auch ganz unregelmässig in den Faserzügen des letzteren verstreut sind. Diese Pünktchen sind die Querschnitte von längsverlaufenden Bindegewebsfibrillen oder Fibrillenbündeln der bindegewebigen Hülle der marklosen Nervenfasern. Bei Verschiebung des Tubus setzen sich diese dunkelblauen Pünktchen ohne die geringste Unterbrechung in längsverlaufende Fasern des endoneuralen Bindegewebes fort. Überdies färbten sich manchmal die Querschnitte der marklosen Nervenfaserbündel selbst mattgrau und erfüllten dann zum Teil als verwaschene Fleckchen und Pünktchen das Innere der Lücken (n. qu.[1]). In seltenen Fällen konnte ich diese Gitterwerke nicht mit Sicherheit für Querschnitte markloser Nervenfasern erkennen. Es machte mir vielmehr den Eindruck, als ob sie durch eine blosse Auffaserung stärkerer oder schwächerer Fibrillenbündel des endoneuralen Bindegewebes entstanden wären. Die Fädchen dieser Gitterwerke erreichen oft eine ausserordentliche Feinheit und färben sich dann entweder nur schwach oder fast gar nicht mit den Bindegewebsfarbstoffen, selbst mit dem Malloryschen Hämatoxylin. Alle in den Fig. 11 und 12 gezeichneten Netze sind aber sicher Querschnitte markloser Nervenfaserbündel.

In den Verlauf des interzellulären bindegewebigen Maschen- und Gitterwerkes ist nun eine grosse Anzahl vielgestalteter Kerne (endonr. kr.) eingelagert. (Vergl. die Fig. 10, 11, 12.) Nach den oben angeführten Befunden unterliegt es für mich keinem Zweifel, dass das faserige Grundgerüst der Zellballen von Fortsetzungen des endoneuralen Bindegewebes der sympathischen Nerven gebildet wird. Die Annahme, dass es sich bei den in ihm vergrabenen, zwischen den chromaffinen Zellen gelegenen Kernen um solche des endoneuralen Bindegewebes handeln müsse, ergibt sich dann von selbst. Eine Bestätigung dafür erhält man durch einen Vergleich dieser Kerne mit jenen,

die sich im endoneuralen Bindegewebe der peripheren sympathischen Nerven finden. Die Fig. 11 und 12, Taf. XXV, geben besser als alle Beschreibung eine kleine Auswahl aller jener Formen wieder, unter welchen die Kerne des endoneuralen Bindegewebes der in der Peripherie der Zellballen gelegenen sympathischen Nerven im mikroskopischen Bilde erscheinen. Die einzelnen Kerne sind meist länglich, aber sehr verschieden gross. Einige Kerndurchmesser seien an dieser Stelle angeführt.

Kern	a	0,013 mm	—	0,004 mm
„	b	0,008 „	—	0,004 „
„	c	0,007 „	—	0,005 „
„	d	0,008 „	—	0,002 „
„	e	0,014 „	—	0,004 „
„	f	0,007 „	—	0,004 „
„	g	0,005 „	—	0,003 „
„	h	0,006 „	—	0,004 „

Die Kerne bilden, je nachdem man sie mehr von der Kante oder von der Fläche aus sieht, schmale, längliche oder breitere Körper, die entweder glatt ausgestreckt oder aber verschiedentlich gekrümmt sind. Teils sind sie ganz im endoneuralen Bindegewebe verborgen, teils ragen sie aus diesem heraus und liegen dann an seiner Innenseite den marklosen Nervenfaserbündeln an. An zahlreichen Stellen sieht man diese Kerne ganz von der Fläche. In Fig. 14, Taf. XXV, sind vier solche in verschiedener Höhe in einem sympathischen Nerven gelegene Kerne gezeichnet. Kern A. ist mehr unregelmässig längs-oval, Kern B. stumpf dreieckig, die Kerne C. und D. wieder mehr regelmässig elliptisch. Der Kern E. ist nur von der Kante aus zu sehen. Die Durchmesser der vier ersten Kerne betrugen:

A	0,01 mm	—	0,006 mm
B	0,008 „	—	0,006 „
C	0,01 „	—	0,004 „
D	0,008 „	—	etwas weniger als 0,006 mm.

Die Dicke aller Kerne überschritt niemals 0,002 mm, eher war sie noch kleiner. Besonders an jenen Stellen, an welchen die Nervenfasern Krümmungen beschreiben, kann man häufig beobachten, wie bei Verschiebung des Tubus ein schmaler, am Rande der wellig gebogenen Nerven gelegener Kern sich unter den Augen in seiner ganzen Länge und Breite aufrollt.

Diese grossen endoneuralen Kerne stellen daher nur platte Scheiben dar, die manchmal eine gewisse Ähnlichkeit mit den Kernen der chromaffinen Zellen aufweisen können. Am Schnittrande mehrerer kleinerer sympathischer Nerven konnte ich öfters sehen, wie diese grossen Kerne, gleich einem Stücke zusammengeknitterten Papieres, verschiedene Einfaltungen und Biegungen besassen. Diese Kerne besitzen mindestens ebenso häufig eine Breiten- als eine Längskrümmung und umgreifen rinnenartig zum Teil die marklosen Nervenfaserbündel. Den Kernen fehlt eine Membran. Sie sind von zahlreichen oft staubartig feinen Granula mehr minder erfüllt. Einzelne von den letzteren erreichen eine etwas merklichere Grösse. Für gewöhnlich enthält jeder Kern ein oder zwei grosse Kernkörperchen, die entweder zentral, aber auch ganz in der Peripherie der Kerne gelegen sein können. Viele der länglichen schmalen Kerne sind nur optische oder wirkliche Durchschnitte durch solche platte grosse oder kleinere Kerne. Von vielen Kernen kann ich dies aber nicht sagen, ich bin vielmehr der Ansicht, dass die Spindelform ihre wahre Gestalt ist. Es kann somit nicht wundernehmen, dass bei der verschiedenen und noch dazu wellig gebogenen Verlaufsrichtung der Nerven oder ihrer Faserbündel die einzelnen Kerne in den verschiedensten Richtungen und Ebenen durchschnitten oder überhaupt bloss angeschnitten sein werden. Man findet daher neben den beschriebenen und gezeichneten Formen, besonders in den 3 μ und 5 μ dicken Schnitten, aber auch in den obersten und tiefsten Lagen der dickeren Schnitte noch unregelmässige, dreieckige oder mehr runde Kerne im endoneuralen Bindegewebe. Besonders an jenen Stellen, an welchen sich mehrere Nerven gegenseitig durch Austausch ihrer Faserbündel durchflechten, ist der Formenreichtum der Kerne des endoneuralen Bindegewebes ein besonders grosser. Verfolgt man aber die einzelnen Serienschnitte aufmerksam, so lässt sich die grosse Mannigfaltigkeit der Kerne im obigen Sinne auf eine relativ geringe Anzahl von G r u n d f o r m e n zurückführen.

Diese Bemerkungen schicke ich, obwohl sie nur Bekanntes enthalten, aus dem einzigen Grunde voraus, um zu zeigen, dass alle Kernformen, die sich im Innern des Paraganglion caroticum zwischen den farblosen chromaffinen Zellen finden, d i e s e l b e n sind wie jene, welche im endoneuralen Bindegewebe der sympathischen Nerven vorkommen.

Die Kerne liegen in dem bindegewebigen Grundgerüste der einzelnen Zellballen entweder ganz vereinzelt oder aber zu kleinen Gruppen angehäuft (Fig. 12*). Dabei umkreisen sie öfters, wie es hier gezeichnet ist, in halbmondförmiger Anordnung die einzelnen chromaffinen Zellen und bilden um diese kernhaltige Hüllen. Manchmal erstrecken sich diese gehäuften Kerne in einer ununterbrochenen Reihe noch tief in das Innere der peripheren sympathischen Nerven hinein.

Nach all dem Gesagten kann ich mich nun ganz kurz fassen. Alle die kleinen und grösseren Kernformen, welche man im endoneuralen Bindegewebe der sympathischen Nerven antrifft, findet man in dem bindegewebigen Grundgerüste der aus chromaffinen Zellen zusammengesetzten Ballen wieder und zwar häufig in ganz genau derselben Anordnung. Auch hier im Innern der Zellballen lässt sich der scheinbare Polymorphismus der Kerne in derselben Weise wie in den sympathischen Nerven erklären. In der Fig. 12, Taf. XXV, sind bloss die zwei mit einem Sternchen (*) bezeichneten Kerne in ihrer ganzen Ausdehnung zu sehen, bei den anderen handelt es sich nur um wirkliche oder optische Durchschnitte.

Die Dicke meiner Serienschnitte betrug 3, 5 und 10 μ. Die dünnen eigneten sich zum Studium der einzelnen Kernformen, wie schon früher erwähnt, weniger. Ich verwendete zu diesem Zwecke meist 10 μ dicke Schnitte und studierte in erster Linie die in der Mitte der Schnitte gelegenen Kerne, um Täuschungen nach Möglichkeit aus dem Wege zu gehen. Die dünnen Schnitte wurden behufs Erkenntnis des Verlaufes der dünnsten bindegewebigen und elastischen Fäserchen und dann auch wegen feiner cytologischer Details angefertigt.

Ich glaube nun, dass ich nach meinen Beobachtungen berechtigt bin, den Satz auszusprechen, dass das Grundgewebe sämtlicher Paraganglien, d. h. der aus farblosen chromaffinen Zellen zusammengesetzten Gruppen und Ballen nur eine Fortsetzung des sich weiter auflösenden endoneuralen Bindegewebes der sympathischen Nerven ist. Nur eine geringe Anzahl von mehr rundlichen oder mehr unregelmässigen kleineren Kernen scheint dem interzellulären Bindegewebe der Zellballen eigens zuzukommen. Diese Kerne erinnern manchmal an jene runden

Kerne, die um viele Ganglienzellen herum gehäuft liegen. Über die Herkunft dieser fraglichen Kerne kann ich nichts Näheres aussagen. Soviel will ich nur hervorheben, dass es sich auf keinen Fall um Leukozyten gehandelt hat.

Fasse ich nun zum Schlusse die wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchungen zusammen, so kann ich sagen: Das Paraganglion caroticum ist eine besonders grosse Anhäufung von farblosen chromaffinen Zellen und sympathischen Nerven. Die einzelnen Ballen chromaffiner Zellen liegen eigentlich nur scheinbar ausserhalb der sympathischen Nerven. in den Lücken des von den letzteren gebildeten Gitter- und Flechtwerkes. Die eines Epineurium entkleideten Nerven umhüllen nämlich diese Zellballen nicht bloss von aussen, sondern dringen überall auch in ihr Inneres ein. Es besteht nicht die geringste gewebliche Trennung zwischen den sympathischen Nerven und den chromaffinen Zellgruppen. Fast das gesamte faserige Grundgerüste der letzteren ist nichts anderes als die unmittelbare Fortsetzung des endoneuralen Bindegewebes der sympathischen Nerven. Stellenweise nur wird das erstere durch Fortsetzungen des epineuralen Bindegewebes verstärkt. Am besten lassen sich diese feinen Details im Aufbau der Zellballen in den peripheren Nerven verfolgen. dort wo in diesen vereinzelte Zellballen liegen. Hier sieht man ganz deutlich. wie durch die stetige Zunahme der zwischen den Nervenfasern gelegenen und zuerst ganz vereinzelten farblosen chromaffinen Zellen die Struktur der Nerven vollständig verändert wird. Innerhalb der Zellballen werden die chromaffinen Zellen durch das endoneurale Bindegewebe entweder jede für sich korb- oder maschenartig umgeben, oder aber zu kleinen. meist nur aus 2—4 Zellen bestehenden Gruppen zusammengefasst. Innerhalb dieser letzteren liegen die chromaffinen Zellen entweder nebeneinander oder bilden kernhaltige Syncytien. Ausser durch die bindegewebigen Faserzüge werden die einzelnen chromaffinen Zellen durch quer- und längsgetroffene verschieden starke Nervenfaserbündel direkt eingehüllt; stellenweise können die lokal gehäuften endoneuralen Kerne zum Teil Hüllen um die einzelnen Zellen herstellen.

Ich glaube wohl nicht zu weit zu gehen, wenn ich aus der

Verteilung des endoneuralen Bindegewebes auf eine ebenso weitgehende der von seinen Septen eingehüllten marklosen Nervenfaserbündel zurückschliesse. *Die genetische Zugehörigkeit der farblosen chromaffinen Zellen zu dem sympathischen Nervensystem ergibt sich aus dieser weitgehenden und innigen Verbindung beider Gewebsarten ohne weiteres von selbst.*

Trotzdem die peripheren Paraganglien ihrem wesentlichen Bau nach dem Paraganglion caroticum vollkommen gleich sind, bestimmen mich folgende Gründe, ihre Gesamtheit in einen gewissen Gegensatz zum Paraganglion caroticum zu stellen und dies auch durch eine diesbezüglich gewählte Bezeichnung auszudrücken. Die im sympathischen Nervensystem des Halses zerstreuten, aus farblosen chromaffinen Zellen zusammengesetzten Paraganglien kommen nicht bloss bei den Krähen, sondern auch bei allen anderen Vögeln *nicht so gesetzmässig* wie das Paraganglion caroticum vor. Die peripheren Paraganglien können auf einer Halsseite vollständig fehlen (Krähe γ rechts) oder nur in Gestalt vereinzelter kleiner Gruppen auftreten (Krähe α rechts). Sie zeigen ferner keine konstanten Lagebeziehungen zu einem der Epithelkörper oder der Carotis communis. Diese peripheren Paraganglien sind vielmehr *ohne jede bestimmte Anordnung* in den Verlauf verschiedener sympathischer Nerven eingeschaltet. Ausnahmsweise können sie dabei (Krähe β links) dem kaudalen Epithelkörper besonders genähert sein. Schliesslich möchte ich noch erwähnen, dass die am Halse gelegenen *peripheren* Paraganglien niemals von Arterien versorgt werden, die in Gestalt stärkerer Stämmchen aus der Carotis communis entspringen.

In Berücksichtigung dieser Tatsachen und in Erwägung des Umstandes, dass genau so gebaute Paraganglien an verschiedenen Stellen der Vorhöfe vorkommen, die dann selbstverständlich in keiner topographischen Beziehung zur Carotis communis oder einem der Epithelkörper stehen, möchte ich die Gesamtheit der peripheren Paraganglien in die *Paraganglia cervicalia* und *Paraganglia cardiaca* sondern und sie dem *Paraganglion caroticum* gegenüberstellen. Dabei darf man aber nie vergessen, dass *alle* Paraganglien den gleichen histologischen Aufbau besitzen.

Das Paraganglion caroticum nimmt nur durch seine besondere Grösse, sowie seine mehr gesetzmässigen Lagebeziehungen zu den Epithelkörpern und dem Stamme der Carotis communis eine Sonderstellung unter den aus farblosen chromaffinen Zellen zusammengesetzten Paraganglien ein.

Finden sich nun manchmal ganz besonders grosse Paraganglien innerhalb der Nerven kurz vor ihrem Eintritte in das Paraganglion caroticum, dann hängt es wohl ganz von dem subjektiven Ermessen des Beobachters ab, diese peripheren Paraganglien noch als zu dem Paraganglion caroticum gehörig zu betrachten, oder sie schon zu den Paraganglia cervicalia zu zählen. Im ersteren Falle müsste man eine teilweise Zerfällung des Paraganglion caroticum in einzelne Zellballen an verschiedenen Stellen seiner Peripherie annehmen. Dagegen lässt sich nichts Stichhaltiges anführen. Wie wir später sehen werden, gibt es eine Anzahl von Vögeln (Gimpel, Zeisig, Kreuzschnabel), bei denen das Paraganglion caroticum aus zwei vollständig getrennten, mit den beiden Epithelkörpern verbundenen Partien besteht. Hier kann man mit Recht von einem doppelten Paraganglion caroticum sprechen.

Wie schon früher erwähnt, enthält das Epineurium der zum Paraganglion caroticum hinziehenden Nerven nur spärliche elastische Fasern. Im endoneuralen Bindegewebe fehlten letztere stets. So kommt es, dass das Paraganglion caroticum an seiner Oberfläche und in seinem Innern nur dort einen Gehalt an elastischen Fasern aufwies, wohin die Fortsetzungen des Epineurium der verschiedenen Nerven reichten. Meist verteilten sich demgemäss die elastischen Fasern nur an der Oberfläche einzelner Zellballen, drangen aber stellenweise auch in das Innere der letzteren ein, wo sie zwischen den einzelnen chromaffinen Zellen selbständig verliefen und endigten. Selbstverständlich werden die verschiedenen im Innern der Paraganglien verlaufenden Arterien und auch die Kapillaren von eigenen elastischen Fasern umsponnen. Eine gewisse Anzahl der letzteren dringt ebenfalls zwischen die chromaffinen Zellen ein.

Die Arterien im Innern des Paraganglion caroticum sind die Endverzweigungen der von der Carotis communis herkommenden Hauptarterie. Diese entsprang bei den einzelnen Krähen in verschiedener Weise aus der Carotis communis. Bei der Krähe α

(rechts) ging von der Carotis communis ein kurzes Arterienstämmchen ab, das sich alsbald in eine für die Thyreoidea und eine für das Paraganglion caroticum bestimmte Arterie teilte. Auf der linken Halsseite entsprang die für das Paraganglion bestimmte Arterie für sich, direkt aus der Carotis communis. Die zum Epithelkörper hinziehende Arterie entsprang etwas weiter davon ebenfalls direkt aus der Carotis communis. Nahe der Thyreoidea ging von der dem Epithelkörper zugehörigen Arterie ein kleinerer Zweig für die erstere ab.

Bei der Krähe β (links) gestalteten sich die Verhältnisse etwas komplizierter. Von der Carotis communis ging eine grössere Arterie ab. Bevor sie aber noch die Carotiswand völlig durchbrochen hatte, zweigte von ihr eine kleinere Arterie ab, die später direkt in das Paraganglion caroticum zog. Die Fortsetzung der ursprünglichen grösseren Arterie teilte sich in einer geringen Entfernung von der Carotis communis in zwei Arterien. Die eine gelangte in den postbranchialen Körper, die andere in die Thyreoidea.

Bei der Krähe γ wurde auf der rechten Halsseite das Paraganglion caroticum von zwei getrennt voneinander und direkt aus der Carotis communis entspringenden Arterien versorgt, während auf der linken Halsseite nur eine einzige, ebenfalls direkt von der Carotis communis abgehende Arterie aufzufinden war.

Nach ihrem Eintritt in das Paraganglion caroticum zerfällt die Hauptarterie sofort in viele kleine Teiläste, die zwischen den Zellballen verlaufen. Stellenweise dringen diese kleinen Arterien auch in das Innere der Zellballen, meist jedoch sind die letzteren bloss von Kapillaren nach allen Richtungen hin durchquert. Die Kapillaren hüllen die Zellballen aber auch von aussen ein. In der Peripherie des Paraganglion caroticum lagen stets die Querschnitte mehrerer Venen.

Anschliessend an die Schilderung der Gefässversorgung des Paraganglion caroticum muss ich hier folgenden interessanten Befund erwähnen. Bei der jungen, dem Neste entnommenen Krähe γ enthielt die Carotiswand auf beiden Halsseiten reichliche Mengen der farblosen chromaffinen Zellen. Meiner Beschreibung lege ich die Verhältnisse von der linken Halsseite zu Grunde. Die Wand der Carotis communis besass an ihrer,

dem Paraganglion caroticum zugewendeten Aussenseite eine Einbuchtung. Das Paraganglion caroticum war durch einen schmalen aber deutlichen Spalt von der Gefässwand getrennt. Der normale Aufbau der Carotiswand zeigte in der Umgebung der Vertiefung gewisse Veränderungen. Ein Teil der elastischen und bindegewebigen Fasern bog am Rande der Delle in die Adventitia um, ein anderer umkreiste in Gestalt dichtgedrängter Bündel die Einbuchtung an ihrer dem Lumen der Carotis communis zugekehrten Peripherie. Eine gewisse Anzahl von Muskelfasern, dann aber auch von den bindegewebigen und elastischen Fasern, endigte in der Peripherie der Ausbuchtung, ohne diese zu umkreisen. Letztere durchsetzte die zwei äusseren Drittel der Carotiswand. Zahlreiche Gruppen farbloser chromaffiner Zellen erfüllten diese Aushöhlung vollständig. Sie standen aber nirgends in einem geweblichen Zusammenhange mit dem Paraganglion caroticum. Durch ein allmähliches Zusammenrücken der normalen Bauelemente der Gefässwand schloss sich in den folgenden Schnitten die letztere vollständig. Dadurch wurden die in ihr befindlichen Zellballen von aussen abgetrennt. Nach und nach nahmen die chromaffinen Zellen ab und schliesslich lagen nur ganz vereinzelte Zellen zwischen den Muskelfasern. Die Gewebselemente der Media hatten mittlerweile ihre normale Anordnung grösstenteils wiedergewonnen. Nur eine grössere Anzahl von Kapillaren durchsetzte an dieser Stelle die Carotiswand. Sie bildeten die Ausläufer der innerhalb der Zellballen gelegenen Kapillaren. Knapp vor dem Auftreten der ersten Zellballen durchzog die für das Paraganglion caroticum bestimmte Hauptarterie die Carotiswand.

Nach einigen weiteren Schnitten traten neuerdings chromaffine Zellballen innerhalb der Media der Carotis communis auf. Diesmal erfüllten sie die inneren zwei Drittel der Gefässwand. Auch hier war durch die gehäuften Zellballen die normale Zusammensetzung der Carotis communis stellenweise vollkommen zerstört. Die Zellballen waren an manchen Punkten bis an die Intima vorgeschoben. Die innerhalb der Gefässwand gelegenen Paraganglien standen nirgends in einem nachweisbaren Zusammenhange mit sympathischen Nerven. Obwohl es nun nicht Aufgabe dieser Arbeit sein kann, auf die komplizierten Bau- und Lageverhältnisse des postbranchialen Körpers näher einzugehen, muss

ich dennoch folgenden Befund anführen. Die zahlreichen und ganz verstreut liegenden Gruppen des postbranchialen Körpers umgaben das Paraganglion caroticum auf allen Seiten. Sie drangen auch zwischen dieses und die Carotis communis und gelangten so in das Innere der in der Carotiswand befindlichen Aushöhlung.

Der Inhalt der vorhergehenden Ausführungen lässt sich wie folgt. kurz zusammenfassen. In der unmittelbaren Nähe des Paraganglion caroticum. mit diesem aber in keinem geweblichen Zusammenhange. lagen innerhalb der Carotiswand zahlreiche Gruppen der farblosen chromaffinen Zellen. Sie durchsetzen im Verlaufe der Serie die Carotiswand ihrer ganzen Dicke nach und zwar an der Abgangsstelle der für das Paraganglion caroticum bestimmten Hauptarterie. Die innerhalb der Carotiswand gelegenen Zellballen besassen denselben Aufbau wie jene des eigentlichen Paraganglion caroticum. Sie standen aber nirgends in einem nachweisbaren Zusammenhange mit sympathischen Nerven.

Das Paraganglion caroticum und alle am Halse gelegenen mit peripheren sympathischen Nerven im Zusammenhange stehenden Paraganglien bilden durchaus nicht die einzigen Ansammlungen dieser farblosen chromaffinen Zellen. Bei allen untersuchten Vögeln lagen an verschiedenen Stellen der Vorhöfe mehr minder zahlreiche Gruppen der farblosen chromaffinen Zellen. die regelmässig mit sympathischen Nerven geweblich verknüpft waren. Fig. 3, Taf. XXIV, gibt davon ein Bild. Das Präparat stammte von der Krähe α. Ein Vergleich der Fig. 3 mit Fig. 4 derselben Tafel, ergibt ohne weiteres die völlige Gleichheit im Aufbaue beider Organe. Auch in Figur 3 liegen fünf Zellballen (zb.$^{1-5}$) in einem von sympathischen Nerven (sy. n.) gebildeten maschigen Grundgewebe. Dieses entsteht durch die Auffaserung eines grossen. von rechts herkommenden sympathischen Nerven (sy. n.). Das ganze Paraganglion besass an seiner Oberfläche eine dünne, bindegewebige Hülle. die zum grossen Teil aus den Fortsetzungen des Epineurium (epnr.) des sympathischen Hauptnerven (sy. n.) bestand. Die Zellballen (zb.^{1}, ^{2}, ^{4}) sind mehr kugelig, zb.^{3} mehr oval, zb.^{5} ist hier erst angeschnitten.

Die einzelnen Zellballen sind von genau denselben farblosen chromaffinen Zellen wie das Paraganglion caroticum zusammengesetzt. Man bemerkt auch hier in der Peripherie vieler chromaffiner Zellen die scharfen Konturen. Die Vaskularisation der Zellballen

ist in der Figur 3 deutlicher ausgesprochen als in Figur 4. Wollte ich von den die Zellballen zusammensetzenden Zellen eine Zeichnung bei starker Vergrösserung wiedergeben, so müsste ich reine Kopien der Figuren 9—12, 15, Taf. XXV, anfertigen. Der feine histologische Aufbau der Zellballen ist hier genau derselbe wie jener des Paraganglion caroticum. Das wichtigste Ergebnis bezüglich der an den Vorhöfen gelegenen Paraganglien ist die gleich innige gewebliche Verbindung der farblosen chromaffinen Zellen mit dem sympathischen Nervensystem.

Gleich gebaute, aber sehr verschieden grosse Paraganglien fand ich noch längs des Arcus aortae, des Truncus art. brachiocephal. com. und der Carotis com. bis in die Nähe des Paraganglion caroticum.

Aber nicht bloss die Nerven, sondern auch das grosse in der Nähe des Paraganglion caroticum gelegene sympathische Ganglion enthielt häufig zahlreiche solcher Zellballen (zb.). Fig. 5, Taf. XXIV, ist ein Teil des Ganglion der Krähe *a* von der linken Halsseite. Mitten im Ganglion liegt ein rundlicher Ballen (zb.) der farblosen Zellen. Er besitzt keine bindegewebige Kapsel, sondern ist von den Nerven des Ganglion unmittelbar umgeben und auch durchzogen. Ein Vergleich mit den Figuren 3 und 4 zeigt sofort, dass es sich um dieselben Zellen handelt. Man beachte auch hier die scharf umrissenen Zellkonturen. Ein Studium mit sehr starken Vergrösserungen ergab die völlige Gleichheit dieser Zellen mit jenen der anderen Figuren. Das Ganglion enthielt eine grössere Anzahl solcher Zellballen.

Ich fand die farblosen chromaffinen Zellen weiter einmal in Gestalt einer kleinen Gruppe im Ganglion cervicale und ferner dreier Gruppen in einem Ganglion des Brustgrenzstranges einer jungen Nestdrossel. Alle vier Zellballen waren stets Kapillaren angeschlossen.

In besonders gehäufter Menge traten mir die farblosen chromaffinen Zellen im Paraganglion suprarenale eines alten Kreuzschnabels entgegen. Das Paraganglion suprarenale wurde von zahlreichen sympathischen Nerven und mehreren Ganglien von aussen umgeben. Das Ganglion und auch die Nerven enthielten reichliche Gruppen der farblosen chromaffinen Zellen. Diese lagen gerade so wie am Halse sehr häufig in der äussersten

Peripherie des nervösen Gewebes. Verschiedene Nerven zogen dann in das Innere des Paraganglion suprarenale und enthielten auch hier deutliche Anhäufungen der farblosen chromaffinen Zellen. Weitere solche Ballen lagen ganz in der bindegewebigen Kapsel des Paraganglion suprarenale. Endlich fanden sich die zu Gruppen gehäuften farblosen chromaffinen Zellen noch im unmittelbaren Anschlusse an die gelben chromaffinen Zellen des Paraganglion suprarenale. Sie bildeten mit den letzteren zusammen ganze Abschnitte der Zellstränge, aber nur in der äussersten Peripherie des Paraganglion suprarenale. In Fig. 1, Taf. XXIV, ist ein kleinerer Zellballen aus einem grösseren im Innern des Paraganglion suprarenale gelegenen Paraganglion gezeichnet. Dieses bestand im ganzen aus sechs bis sieben solcher Gruppen. In der Figur 1 sind die einzelnen Kerne in eine einheitliche Protoplasmamasse eingelagert; nirgends waren auch nur Spuren von Zellgrenzen wahrzunehmen. In manchen anderen Zellgruppen dagegen waren die einzelnen farblosen chromaffinen Zellen voneinander deutlich abgetrennt und von bindegewebigen Fäserchen genau so wie im Paraganglion caroticum einzeln für sich umsponnen. Ich habe aber absichtlich hier zum Vergleiche mit Fig. 2, Taf. XXIV, einen Zellballen gewählt, in dem die Zellen zu einem Syncytium vereint sind (fixiertes Präparat!). Besser als alle Worte lehrt ein Blick auf beide Zeichnungen, dass es sich nur um dieselben Zellen handeln kann. Die Form, Grösse und Struktur der Kerne, das staubförmig gekörnte Plasma sind beiderseits vollkommen gleich. Auch in der Figur 1 habe ich unten von der Gruppe vergleichshalber eine Ganglienzelle (gz.) aus dem in der Nähe des Paraganglion suprarenale gelegenen sympathischen Ganglion einzeichnen lassen. Der Schnitt, von welchem die Figur herstammt, war nach Mallory-Stöhr gefärbt worden. Die farblosen chromaffinen Zellen besassen auch hier dieselbe schwache Affinität zu Kernfarbstoffen, wie die chromaffinen Zellen des Paranglion caroticum. Darauf werde ich noch im Kapitel „Cytologie" näher zu sprechen kommen. Das am meisten charakteristische Moment der farblosen chromaffinen Zellen der am Halse gelegenen Paraganglien, ihre innige gewebliche Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem, war auch hier bei dem Kreuzschnabel bei den im Paraganglion suprarenale vorgefundenen farblosen chromaffinen Zellen deutlich ausgesprochen.

Als letzten Fundort der farblosen chromaffinen Zellen führe ich ein stärkeres sympathisches Nervchen aus dem am meisten kaudalwärts gelegenen Abschnitte des Plexus rectalis einer jungen, noch blinden Nestkrähe an. Vergl. Fig. 17, Taf. XXVI. In dem sympathischen Nerven (sy. n.) liegt knapp vor seinem Eintritt in das Ganglion, von welchem nur eine kleine Partie (rechter Rand der Figur) miteingezeichnet wurde, eine Gruppe (pg.) der farblosen chromaffinen Zellen. Sie ist von Kapillaren (kpl.) umgeben. In ihrer Nähe finden sich auch die Querschnitte einer Arterie (art.) und zweier Venen (ven.) In der Peripherie der Zellgruppe liegen ganz vereinzelte braungelbe chromaffine Zellen.

Wo immer wir also die farblosen chromaffinen Zellen antreffen, stehen sie in der denkbar innigsten Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem. Das ist doch kein zufälliges Zusammentreffen, sondern muss der morphologische Ausdruck ihrer gegenseitigen und genetischen Zusammengehörigkeit sein.

Bevor ich zur eigentlichen Beschreibung der farblosen chromaffinen Zellen übergehe, will ich hier nur ganz kurz die Verbreitung des postbranchialen Körpers (Verdun) erwähnen. Seine genaue Beschreibung muss zum Gegenstand einer eigenen Arbeit gemacht werden. Der postbranchiale Körper bildet, wie dies bereits Verdun angibt, kein nach aussen scharf begrenztes Organ, sondern besteht meist nur aus lose aneinander gereihten oder ganz vereinzelten Zellgruppen. Nur bei einem alten Würgerweibchen und einer alten Eule bestand der postbranchiale Körper aus mehr zusammengedrängten Zellmassen. Die losen Gruppen des postbranchialen Körpers umgeben alle in ihrer Nähe befindlichen Gewebe und Organe. Auf diese Weise können von ihnen das Paraganglion caroticum, die Epithelkörper, ferner zahlreiche sympathische Nerven und Paraganglien, schliesslich auch stellenweise der Stamm der Carotis communis eingehüllt werden. Anfänglich verwirrt dies Bild, besonders wenn der postbranchiale Körper mächtig entwickelt ist. Die Kerne der Zellen des postbranchialen Körpers sind oft sehr gross und jenen der farblosen chromaffinen Zellen ähnlich. Mit der Zeit erwirbt man sich aber eine genügende Sicherheit in der Erkenntnis der wahren Verhältnisse. In zweifelhaften Fällen entscheidet immer über den geweblichen Charakter der einzelnen Gruppen ihre

organische Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem. In 10 μ dicken und bloss mit Cochenille gefärbten Schnitten wird man tatsächlich öfter unsicher bleiben, weil man, wie ich schon einmal erwähnt habe, den Verlauf des endoneuralen Bindegewebes nicht mit Sicherheit verfolgen kann. Als ein weiteres differenzierendes Merkmal zwischen den vereinzelten Gruppen des postbranchialen Körpers und jenen des Paraganglion caroticum dienen die Hohlräume, die innerhalb der ersteren häufig auftreten. Diese sind manchmal von einer wie kolloiden Masse erfüllt, die sich mit Eosin, Pikrinsäure, Hämatoxylin lebhaft färbt. Es ist am besten, anfänglich nur Präparate von der rechten Halsseite zu studieren, und dann erst mit ihnen solche von der anderen Seite zu vergleichen. Der postbranchiale Körper fehlt nämlich bei vielen Vögeln auf der rechten Seite entweder vollständig oder ist im Gegensatze zu der linken Halsseite, wo er ausnahmslos vorkommt, viel schwächer entwickelt. Auf der linken Seite erreicht der postbranchiale Körper manchmal eine ganz besonders grosse Ausdehnung.

B. Cytologie.

Die farblosen chromaffinen Zellen des Paraganglion caroticum und aller anderen peripheren aus denselben Zellen bestehenden Paraganglien stellen sich durch den absoluten und gesetzmässigen Mangel jeglicher Gelbfärbung bei Fixierung mit den verschiedenen Chromgemischen in einen deutlichen Gegensatz zu der Gesamtheit der anderen gelben chromaffinen Zellen. Das Plasma sehr vieler farbloser chromaffiner Zellen wird wohl in ähnlicher Weise wie jenes der gelben chromaffinen Zellen durch die Chromgemische besser fixiert als durch alle anderen diesbezüglichen Lösungen (Sublimat-Kochsalz, Alkohol, Carnoy etc.), es besteht aber auch hier zwischen den farblosen und gelben Zellen ein gewisser Unterschied, insofern als von den ersteren viele, selbst bei Vorbehandlung der Präparate mit Müller-Formol auffallend schlecht erhalten werden. Im Gegensatze zu den farblosen Zellen verdanken die gelben chromaffinen Zellen gerade ihrem hervorragend guten Erhaltungszustande bei Anwendung von Chromgemischen ihren Namen (Kohn).

Vor allem betrachte man folgende Zeichnungen. In Fig. 4,

Taf. XXIV. fallen einem im Innern des Zellballens (zb.[2]) auch bei dieser schwachen Vergrösserung sofort sechs Kerne auf, die in scharf umrissenen, rein weissen Höfen liegen. Einer von ihnen ist mit (chrz.) bezeichnet. Es handelt sich, wie wir schon früher gesehen haben, um Kerne der farblosen chromaffinen Zellen. Die scharfen Konturlinien um letztere herum sind Bindegewebsfasern. Man findet diese vom endoneuralen Bindegewebe umgebenen, wie leeren Zellhöfe auch in allen anderen Zellballen derselben und aller anderer Figuren. Sie finden sich aber auch innerhalb der verschiedensten sympathischen Nerven (sy. n.). Das Plasma dieser farblosen chromaffinen Zellen hat sich bei der Fixierung mit Müller-Formol nur in spärlichen Resten erhalten und ist daher bei so schwachen Vergrösserungen kaum oder gar nicht wahrzunehmen.

Die bei 1500facher Vergrösserung aufgenommenen Zeichnungen zeigen diese cytologischen Feinheiten ganz genau. Man vergleiche die Fig. 9—12 und 15, Taf. XXV, miteinander. Der in Figur 10 gezeichnete Schnitt wurde nach der Methode von Mallory-Stöhr gefärbt. Die Bindegewebsfasern und Bündel traten sehr schön als tiefblau gefärbte Linien hervor. Das Zellplasma hatte hier nur einen mattbläulichen Ton angenommen und bildete in den verschiedenen chromaffinen Zellen wolkig getrübte, fein gekörnte Massen. Rechts unten in der Figur erfüllt das Plasma der Zelle (chrz.[3]) nur die kernhaltige Hälfte der bindegewebigen Masche, während ihre andere Hälfte vollständig leer bleibt und den Charakter einer Vakuole an sich trägt (vak.) In der angrenzenden Zelle (chrz.[4]) ist das Plasma ebenfalls stark geschwunden. Oben rechts in der Zelle (chrz.[5]) fehlt es fast vollständig. Man sieht auch bei allen anderen chromaffinen Zellen, dass das Plasma die bindegewebigen Lücken niemals so vollständig wie bei den gelben chromaffinen Zellen erfüllt. Man erkennt so leicht, dass die farblosen chromaffinen Zellen ebenfalls keine eigene Membran besitzen. Noch deutlicher ist dies an jenen Stellen zu sehen, an denen kein Bindegewebe zwischen die epithelartig aneinander gereihten Zellen hineinzieht.

Das Plasma der farblosen chromaffinen Zellen besitzt nur sehr selten die deutliche Granulierung der gelben chromaffinen Zellen, meist erscheint es nur als eine wolkig getrübte, aufs feinste gekörnte Masse. Vergl. alle Figuren auf Taf. XXV. Der

grösseren Mehrzahl der farblosen chromaffinen Zellen fehlt die lebhafte Affinität zu den verschiedenen Kern- und Plasmafarbstoffen, die gerade für die gelben chromaffinen Zellen so charakteristisch ist. Nur eine relativ geringe Anzahl von den farblosen chromaffinen Zellen färbt sich in analoger Weise wie die gelben chromaffinen Zellen intensiv mit Kernfarbstoffen. Gegen Plasmafarbstoffe (ausgenommen Pikrinsäure) verhalten sich die farblosen chromaffinen Zellen fast völlig ablehnend.

Was nun die Kerne der farblosen chromaffinen Zellen betrifft, so schwankt ihre Grösse in merklichen Grenzen. Ich will an dieser Stelle einige von den vielen Maßen angeben, die ich an den verschiedensten Stellen sowohl im Paraganglion caroticum, als auch den anderen peripheren Paraganglien aufgenommen habe.

Kern	a	d_1 = 0,006 mm	d_2 = 0,006 mm	Grosse Kerne.
„	b	d_1 = 0,007 „	d_2 = 0,008 „	
„	c	d_1 = 0,006 „	d_2 = 0,008 „	
„	d	d_1 = 0,005 „	d_2 = 0,007 „	
„	e	d_1 = 0,008 „	d_2 = 0,008 „	
Kern	a^1	d_1 = 0,004 mm	d_2 = 0,004 mm	Kleine Kerne.
„	b^1	d_1 = 0,005 „	d_2 = 0,005 „	
„	c^1	d_1 = 0,004 „	d_2 = 0,005 „	
„	d^1	d_1 = 0,004 „	d_2 = 0,006 „	
„	e^1	d_1 = 0,005 „	d_2 = 0,006 „	

Die grossen Kerne sind entweder beinahe kugelrund oder längsoval, doch findet man auch unregelmässige bis stumpf dreieckige Formen. Vergl. die Fig. 9—12, Taf. XXV miteinander. Die Kerne scheinen eine eigene Membran zu besitzen, wie sich nach solchen Präparaten urteilen lässt, die mit Hämatoxylin (Delafield) gefärbt wurden. Bei Behandlung der Schnitte nach der Methode von Mallory-Stöhr erhält man dagegen nur undeutliche und verwaschene mattblaue Kernkonturen. Der Kerninnenraum ist bei den grossen Kernen häufig mehr minder leer (fixiertes Präparat), oder wird von einer staubartigen auf das allerfeinste gekörnten oder leicht fädigen Masse hier und da erfüllt, die sich überhaupt nur sehr schlecht färbt. Siehe Fig. 10—12, Taf. XXV. Manchen Kernen fehlt sie fast ganz. Diese erwecken den lebhaften Eindruck grosser rein weisser Blasen. Fig. 10,

chrz.[3—5] und Fig. 11, chrz.[1—3]. Im übrigen findet man in den Kernen ein oder zwei grössere Kernkörperchen und mehrere kleinere Chromatinbrocken. Die letzteren sind entweder ganz unregelmässig verstreut oder manchmal perlschnurartig in der Peripherie angeordnet. Die grossen Kernkörperchen liegen durchaus nicht immer zentral, sondern öfters auch exzentrisch. Manchmal bestehen sie aus mehreren kleineren, sehr intensiv gefärbten Kügelchen, die in einer etwas schwächer tingierten, entweder mehr homogenen oder leicht fädigen Grundsubstanz beisammen liegen. Vergl. den Kern der chromaffinen Zellen chrz.[3], [4], [6], Fig. 10, Taf. XXV. Genau so gebaute Chromatinbrocken besitzen die Kerne mancher sympathischen Ganglienzellen. Siehe Fig. 2, Taf. XXIV.

Die kleinen Kerne zeigen genau dieselben Unterschiede in der Form wie die grossen Kerne. Ihre Struktur ist ebenfalls die gleiche wie bei den grossen Kernen. Manche kleine Kerne sind von der schwer färbbaren, aufs feinste gekörnten Substanz ganz erfüllt. Bei einer relativ geringen Anzahl von Kernen färbt sich aber die letztere intensiv mit Kernfarbstoffen. Es ist mir nun nicht gelungen, zwischen der Grösse und Form der Kerne und dem jeweiligen Erhaltungszustande des Plasma irgend ein gesetzmässiges Verhältnis aufzudecken.

C. Schlussbetrachtungen und Zusammenfassung.

Angesichts der Differenzen, die in mehrfacher Beziehung zwischen den gelben chromaffinen Zellen und jenen des Paraganglion caroticum bestehen, muss ich nun die Gründe besprechen, die mich bestimmen, die farblosen Zellen des Paraganglion caroticum den gelben chromaffinen Zellen als gleichwertig an die Seite zu stellen. Am auffälligsten ist der totale und gesetzmässige Mangel jeglicher Gelbfärbung bei den Zellen des Paraganglion caroticum. Wie wir nun aus der Erfahrung wissen, findet man auch in den aus gelben chromaffinen Zellen zusammengesetzten Paraganglien vereinzelte Zellen, die keine Spur einer gelben Farbe besitzen, infolge ihres sonstigen Aussehens aber als sichere chromaffine Zellen aufzufassen sind. Diese bei der Fixation mit Chromgemischen vollständig farblos bleibenden chromaffinen Zellen setzten, wie wir bereits gesehen haben, bei dem einjährigen Hahne einen grossen Teil des Para-

ganglion suprarenale für sich allein zusammen, oder waren mit den gelben chromaffinen Zellen aufs innigste vermengt. Wie ich zu zeigen versucht habe, handelte es sich hier nicht um die eigentlichen farblosen chromaffinen Zellen. Der Mangel jeglicher Gelbfärbung so vieler Zellen bildete, meiner Meinung nach, in diesem Falle nur den morphologischen Ausdruck einer ganz bestimmten Phase in der physiologischen Tätigkeit der gewöhnlichen gelben chromaffinen Zellen.

Bei dieser Gelegenheit mache ich hier auf die bekannte Tatsache aufmerksam, dass die Zahl der deutlich gelb gefärbten Zellen auch im Paraganglion intercaroticum der Säuger eine wechselnde, oft nur geringe ist.

Wir sehen also, dass die gelbe Chromfärbung des Zellplasma durchaus nicht etwas absolut Charakteristisches für anerkannt typische chromaffine Zellen ist. Wir müssen uns nur immer die Bedeutung des Wortes „chromaffin“ vor Augen halten. Nach Kohn, der diesen Namen eingeführt hat, soll mit ihm nicht so sehr die Gelbfärbung bestimmter Zellen durch Chromverbindungen zum Ausdrucke gebracht werden, als vielmehr der Umstand, dass die Zellen durch Chromgemische besser als durch alle anderen Fixierungsflüssigkeiten erhalten werden.

Der Mangel einer Gelbfärbung bei den Zellen des Paraganglion caroticum würde demnach kein zwingender Grund sein, sie von den chromaffinen Zellen zu trennen.

Der schlechte Erhaltungszustand vieler Zellen des Paraganglion caroticum bei der Fixierung mit Müller 9 : Formol 1 fällt hier schwerer in die Wage. Wenn die Zellen im Sinne Kohns „chromaffin“ sind, warum werden dann so viele von ihnen durch Chromverbindungen schlecht erhalten? Sehen wir von diesen schlecht fixierten Zellen vorläufig ganz ab, so gibt es eine genügende Anzahl von Zellen, bei denen die Chromaffinität deutlich zum Ausdrucke kommt. Der Unterschied zwischen den gelben chromaffinen Zellen und jenen des Paraganglion caroticum besteht nur darin, dass erstere durch die Chromverbindungen ausnahmslos gut erhalten werden, während von den Zellen des Paraganglion caroticum bloss ein Teil diese

Eigenschaft in einer solchen Ausbildung besitzt. Bei manchen Vögeln (Taube, Drossel) wurden dagegen fast alle Zellen des Paraganglion caroticum durch die Mischung Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1 tadellos fixiert. Nach den Ergebnissen der verschiedenen Fixierungen können wir nur so viel schliessen, dass das Plasma der Zellen des Paraganglion caroticum einen viel labileren Aufbau besitzen muss als jenes der gelben chromaffinen Zellen.

Die Zellen des Paraganglion caroticum unterscheiden sich aber noch in einem dritten Punkte von den gelben chromaffinen Zellen. Wir vermissen bei vielen von den ersteren die lebhafte Affinität zu den Kernfarbstoffen, die in so hohem Maße den gelben chromaffinen Zellen zukommt. Nur verhältnismässig wenige Zellen des Paraganglion caroticum färben sich mit Kernfarbstoffen intensiv, die grössere Mehrzahl aber nimmt die Farbstoffe nur schwach oder fast gar nicht auf. Die besten Resultate erzielte ich mit dem Hämatoxylin (Delafield) und mit der Eisenalaun-Hämatoxylinmethode von Heidenhain. Mit Plasmafarbstoffen tingieren sich die Zellen des Paraganglion caroticum, Pikrinsäure ausgenommen, fast gar nicht.

Es ist nicht zu leugnen, dass diese Differenzen in der Färbbarkeit, die zwischen den Zellen des Paraganglion caroticum und den gelben chromaffinen Zellen bestehen, im ersten Moment auffallen. Betrachten wir aber die verschiedenen Ansammlungen der gelben chromaffinen Zellen, speziell das Paraganglion suprarenale etwas genauer, so bemerken wir, dass die einzelnen Zellen in sehr verschiedener Stärke die Kern- und auch die Plasmafarbstoffe annehmen. Es gibt unter den gelben chromaffinen Zellen eine genügende Anzahl, welche die betreffenden Farbstoffe gar nicht aufnehmen und rein gelb bleiben. Zwischen diesen und den maximal gefärbten Zellen gibt es eine ununterbrochene Reihe von Übergängen und Abstufungen in der Färbung der einzelnen chromaffinen Zellen. Wir ersehen daraus, dass auch typische gelbe chromaffine Zellen sich mit den Kern- und Plasmafarbstoffen gar nicht zu färben brauchen. Im Vergleiche zu der Summe der lebhaft gefärbten chromaffinen Zellen bilden diese ungefärbt gebliebenen Zellen die weitaus kleinere Minderzahl.

Im Paraganglion caroticum ist das Verhältnis zwischen den

gut und schlecht oder gar nicht gefärbten Zellen gerade umgekehrt. Das Vermögen einer lebhaften Tinktion geht den meisten Zellen ab und tritt nur bei relativ wenig Zellen deutlich hervor. Die im verstärkten Maße ausgebildete Abneigung der Zellen des Paraganglion caroticum gegen Kern- und Plasmafarbstoffe ist daher auch kein stichhaltiger Grund für ihre Lostrennung von den chromaffinen Zellen, weil anerkannt typische gelbe chromaffine Zellen dieselbe Eigenschaft besitzen können.

Die bisher angeführten Differenzen zwischen den gelben chromaffinen Zellen und den farblosen Zellen des Paraganglion caroticum sind also zu unwesentlich, um gegen die Zugehörigkeit der letzteren zu der Gesamtheit der chromaffinen Zellen verwertet werden zu können. Ein genaues vergleichendes Studium lehrt vielmehr, dass auch die Zellen des Paraganglion caroticum alle jene Eigenschaften, wenn auch in abgeschwächtem Grade besitzen, die für die gelben chromaffinen Zellen charakteristisch sind. Ich würde mich aber trotzdem niemals trauen, bloss auf Grund der bisher mitgeteilten Tatsachen die Gleichheit resp. Stammverwandtschaft der gelben mit den farblosen Zellen zu behaupten. Es ist ein ganz anderes, und wie ich glaube ausschlaggebendes Moment, das mich zu dieser Annahme drängt. Die Zellen des Paraganglion caroticum und aller anderen ihm gleichenden peripheren Paraganglien besitzen nämlich eine noch viel gesetzmässigere gewebliche Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem als die gelben chromaffinen Zellen, von welchen im vollentwickelten Organismus stets eine grössere Menge vom Sympathicus vollständig abgetrennt ist.

Zur besseren Übersicht will ich zum Schlusse dieses Kapitels das Wichtigste noch einmal kurz zusammenfassen. Wie wir im vorhergehenden gesehen haben, bestehen das Paraganglion caroticum und alle anderen ihm gleichgebauten Paraganglien aus einem reichen ausschliesslich von sympathischen Nerven gebildeten Grundgewebe, in welches die farblosen chromaffinen Zellen eingelagert sind. Die Vermengung dieser mit den Nervenfasern und auch Ganglienzellen ist überall eine so weitgehende, dass an der genetischen Zugehörigkeit der farblosen Zellen zum Sympathicus nicht gut gezweifelt werden kann. Die farblosen

Zellen des Paraganglion caroticum und aller anderen aus denselben Zellen bestehenden Paraganglien müssen daher zu der Gesamtheit der chromaffinen Zellen gezählt werden. Es besteht betreffs der Verteilung zwischen den gelben und farblosen chromaffinen Zellen, wie es scheint, ein merkwürdiger, gesetzmässiger Gegensatz. Überall dort, wo die farblosen chromaffinen Zellen gehäuft auftreten, z. B. am Halse und den Vorhöfen, findet man nur äusserst selten gelbe chromaffine Zellen (1 Hahn, Hals; 1 Drossel, Hals; 1 Eule, Vorhöfe). Innerhalb der Grenzstränge und peripheren sympathischen Nerven im Abdomen, wo die gelben chromaffinen Zellen die verschiedensten Paraganglien zusammensetzen, trifft man wieder nur ausnahmsweise die farblosen chromaffinen Zellen an. (1 Drossel, 1 Krähe). Das gehäufte Vorkommen der farblosen chromaffinen Zellen im Paraganglion suprarenale eines alten Kreuzschnabels steht einzig für sich als eine Ausnahme da. Die gelben und die farblosen chromaffinen Zellen vertreten einander in den verschiedenen Abschnitten des sympathischen Nervensystems.

Wie ich im vorhergehenden nachzuweisen versucht habe, müssen die farblosen Zellen des Paraganglion caroticum, trotz mancherlei Eigentümlichkeiten, den gelben chromaffinen Zellen als nächstverwandt an die Seite gestellt werden. Für die farblosen Zellen scheint mir nach allem die Bezeichnung chromaffin in mehrfacher Beziehung nicht charakteristisch genug. Beiden Zellarten dagegen gemeinsam ist ihre weitgehende gewebliche Verbindung mit dem Sympathicus, die bei den farblosen Zellen noch weit mehr als bei den gelben chromaffinen Zellen auf ihre genetische Zugehörigkeit zu ersterem hinweist. Für die farblosen chromaffinen Zellen würde wohl der von Kohn selbst für die gelben chromaffinen Zellen vorgeschlagene Terminus „parasympathische Zellen“ am besten passen. Da aber seit den Untersuchungen Kohns sich mit der von ihm eingeführten Bezeichnung chromaffin ganz bestimmte Vorstellungsreihen verbinden und ein neuer Namen leicht zu irrigen Anschauungen Veranlassung geben könnte, so behalte ich trotz der geäusserten Bedenken die Bezeichnung „chromaffin“ bei. Die farblosen chromaffinen Zellen fasse ich infolge ihres besonderen Verhaltens als eine eigene

Abart der chromaffinen Zellen auf und stelle sie den gelben chromaffinen Zellen an die Seite.

II. Das Paraganglion caroticum der Hühner.

Der histologische Aufbau und die Lagebeziehung des Paraganglion caroticum zu dem in seiner Nähe befindlichen Epithelkörper und der Carotis communis zeigen bei den Hühnern im Gegensatze zu den anderen Vögeln mancherlei typische Verschiedenheiten, so dass eine gesonderte Besprechung der betreffenden Verhältnisse gerechtfertigt erscheint.

Das Paraganglion caroticum lag bei der Henne β in ähnlicher Weise wie bei der Krähe γ nicht wie es sonst die Regel ist dem kranialen, sondern dem kaudalen Epithelkörper näher.

In erster Linie ist es nun die Anordnung des oft reichlichst mit elastischen Fasern vermengten, fibrillären Bindegewebes, die dem Gesamtbilde so viel Charakteristisches, zugleich aber auch häufig Fremdartiges aufprägt, dass es auf den ersten Blick schwer fallen kann, das Paraganglion caroticum des Huhnes dem der anderen Vögel gleichzusetzen. Es wird daher am besten sein, wenn ich die Beschreibung einer fortlaufenden Serie gebe und in erster Linie das Bindegewebe dabei ins Auge fasse. Zur leichteren Orientierung über die bei den einzelnen Hühnern erhobenen Befunde diene die folgende ganz kurze tabellarische Zusammenstellung.

Das Paraganglion caroticum wurde beiderseits bei zwei alten Hennen α und β und bei einem einjährigen Hahne, ferner einerseits bei einer dritten alten Henne γ untersucht.

1. Das Paraganglion caroticum lag nur in der Nähe der Carotis communis, von ihr durch einen deutlichen Zwischenraum getrennt. Seine Verbindung mit der Carotis besorgte einzig und allein die von letzterer abzweigende und zum Paraganglion caroticum hinziehende Arterie. Diese histologischen Verhältnisse fanden sich:

a) Henne α — rechts und links
b) Henne β — bloss rechts
c) Henne γ — Halsseite unbekannt
d) Hahn — rechts und links.

2. Die bindegewebigen und elastischen Fasern der Kapsel des Paraganglion caroticum verflochten sich direkt mit jenen der Adventitia der Carotis communis. Das Paraganglion caroticum kam hierdurch unmittelbar an die Wand der Carotis zu liegen und verschmolz streckenweise mit letzterer.

Henne β — bloss links.

3. Das Kapselbindegewebe des Paraganglion caroticum setzte sich in ununterbrochenen Zügen in einen mehr minder deutlichen Hilus im Epithelkörper fort.

a) Henne α — links und besonders schön rechts.

b) Hahn — links war der im Epithelkörper befindliche Hilus viel tiefer als rechts.

4. Fehlte der Hilus im Epithelkörper, so kam es zu keiner Fortsatzbildung der bindegewebigen Kapsel des Paraganglion caroticum.

a) Henne β — links und rechts.

b) Henne γ — Halsseite unbekannt.

5. Verschieden grosse aus den farblosen chromaffinen Zellen zusammengesetzte Paraganglien wurden in den zum Paraganglion caroticum hinziehenden Nerven nachgewiesen.

a) Henne α — rechts und links (reichlich).

b) Henne β — rechts zahlreiche Paraganglien, die in ihrem Innern Ganglienzellen enthielten; links nur ganz vereinzelte Paraganglien, neben welchen wenige Ganglienzellen lagen.

c) Henne γ — reichlich.

d) Hahn — besonders reichlich rechts, sonst aber auch links.

Ich wende mich nun der eigentlichen Beschreibung des Paraganglion caroticum zu. Dieses wurde stets an seiner ganzen Oberfläche von einer dicken bindegewebigen Kapsel eingehüllt. Letztere besitzt bei den Hühnern eine so mächtige Ausbildung wie bei keinem anderen der untersuchten Vögel. Die Dicke der Kapsel schwankte jedoch bei den einzelnen Hühnern in gewissen Grenzen: selbst aber in jenen Fällen, in denen die letztere relativ am schmächtigsten entwickelt war, war sie dennoch stets dicker als bei irgend einem der anderen Vögel. Die bindegewebige Kapsel zeigt durchaus nicht immer in der ganzen Peripherie des Paraganglion caroticum die gleiche Stärke. Sie

verdickt sich vielmehr häufig streckenweise (Fig. 6. Taf. XXIV. rechte Seite ×), so dass das zellige Parenchym. dessen Konturen hier durch die gestrichelte Linie angegeben sind, auf einem Querschnitte innerhalb der bindegewebigen Kapsel exzentrisch gelagert ist. Es kann dadurch der Dickendurchmesser der Kapsel genau so gross werden wie jener des eigentlichen Paraganglion caroticum (vergl. dieselbe Stelle). An der unteren Fläche des letzteren (××) ist die Kapsel wieder auffallend dünn. Es kommt aber auch vor, dass die Kapsel überall gleich dick ist.

In der Fig. 6 ist das zellige Parenchym nicht mit eingezeichnet worden. um nicht das Charakteristische der Anordnung des Bindegewebes zu verwischen. Die Ausdehnung des erst in den folgenden Schnitten auftretenden eigentlichen Paraganglion caroticum ist, wie schon erwähnt, durch die gestrichelte Linie angegeben. Das Paraganglion caroticum setzte sich hier aus zwei ungleich grossen Hälften zusammen, einer grösseren unteren und einer kleineren dieser oben anliegenden.

Die ungleiche Kapseldicke hat nun zur Folge, dass zu Beginn der Serie bloss die Kapsel in mehreren Schnitten angetroffen wird. Das histologische Bild dieses nur aus Bindegewebe bestehenden, rundlich-ovalen Körpers, der mit dem Epithelkörper in einer typischen Art verbunden sein kann (vergl. die Fig. 6), hat im ersten Moment etwas Fremdartiges. Zur Illustrierung dieses Eindruckes diene die Fig. 6, Taf. XXIV. Links befindet sich der Epithelkörper (ep. kp.) der nur in einem gleichmässig grauen Ton gehalten wurde. An seiner rechten Seite ziehen in eine hilusartige Vertiefung (hil.) mächtige Züge fibrillären Bindegewebes. Diese nehmen ihren Ursprung aus einem rechts neben dem Epithelkörper liegenden, rundlich-ovalen und ebenfalls aus fibrillärem Bindegewebe zusammengesetzten Körper (bdg.). Von den letzterem beigemischten elastischen Fasern wird später die Rede sein. Das in den Hilus (hil.) eindringende Bindegewebe (bdg.) verflicht sich nun mit den Bündeln und Fasern der bindegewebigen Kapsel des Epithelkörpers (kps.). Letztere gelangen ebenfalls in den Hilus und überziehen seine Wände (kps.), während das von dem aussen liegenden bindegewebigen Körper (bdg.) abstammende Fasergewebe (bdg.) eine mehr achsiale Lage bewahrt. Innerhalb des in der Nähe des Epithelkörpers gelegenen, aus Bindegewebe zusammengesetzten Körpers verlaufen die Faser-

züge in verschiedener Richtung. Die periphersten umkreisen ihn meist in konzentrischen Zügen. Von diesen zweigen nach innen zu gröbere und feinere Bündel ab, die entweder im Längsschnitte (bdg.) oder Querschnitte (qu.) getroffen sind. Letztere erscheinen als vereinzelte oder gehäufte, grössere oder kleinere Punkte (qu.). Solche Querschnitte trifft man sowohl im Zentrum als auch in der Peripherie des bindegewebigen Körpers an.

Das gesamte Bindegewebe des letzteren setzt sich aus sehr verschieden starken Fasern und Faserbündeln zusammen. Ein stellenweiser Zerfall mancher anfänglich ganz homogener Fasern in feinere und feinste Fäserchen zeigt, dass es sich bei ersteren eigentlich um dünnste Faserbündel gehandelt hat. Die stärkeren Fasern und Faserbündel bilden hauptsächlich die periphersten Lagen, während die schwächeren das Innere des Körpers erfüllen. Es finden sich aber auch sehr starke Bündel an der letzteren Stelle, d. h. im Zentrum des bindegewebigen Körpers. Die Durchflechtung des Bindegewebes ist im Innern des Körpers eine viel lockerere als in der Peripherie. Dadurch entstehen zwischen den einzelnen Faserbündeln unregelmässige Lücken. In diesen treten dann in den folgenden Schnitten die ersten chromaffinen Zellen auf. Der ganze mit dem Epithelkörper verbundene Körper, der sich fast ausschliesslich nur aus fibrillärem Bindegewebe zusammensetzt, stellt nichts anderes als einen Querschnitt durch die Kapsel des Paraganglion caroticum dar, und zwar an einer Stelle, an welcher erstere besonders dick ist und es noch nicht zur Entwicklung des eigentlichen chromaffinen Gewebes gekommen ist.

Ich will an dieser Stelle das Verhalten des Bindegewebes des Paraganglion caroticum den diversen Farbstoffen gegenüber nur kurz erwähnen und die Schwierigkeiten, die sich seiner sicheren Darstellung entgegenstellen, betonen. Im übrigen verweise ich auf das analoge Verhalten des fibrillären Bindegewebes im Paraganglion suprarenale. Alles was ich dort ausführlich besprochen habe, passt mit geringen Modifikationen auch für das Paraganglion caroticum. Wie bei allen anderen von mir untersuchten Vögeln besitzt auch bei den Hühnern das Bindegewebe des Paraganglion caroticum nur eine auffallend geringe Affinität zu dem Säurefuchsin der bekanntesten spezifischen Farbgemische. Angewendet wurden die eingangs

erwähnten Methoden. Die feinen bindegewebigen Fasern nehmen dabei nur einen mattrosa Ton an oder bleiben vollständig farblos. Neben solchen liegen aber wieder Fasern und Faserbündel, die sich intensiv rot färben. In den Fällen, wo eine Färbung mit dem Säurefuchsin negative oder schlechte Resultate gibt, gelingt die Darstellung der feinen Fäserchen manchmal noch nach der Methode von Mallory-Stöhr oder Freeborn. Die innerhalb der gestrichelten Linie gelegenen zentralen Fasern waren für gewöhnlich auch am schwersten färbbar. Trotzdem handelt es sich hier aber bestimmt um fibrilläres Bindegewebe. Diese zentralen Fasern bilden die unmittelbare Fortsetzung des in der Peripherie gelegenen Bindegewebes. Über dessen geweblichen Charakter kann aber, ganz abgesehen davon, dass es sich grösstenteils sicher und leicht färben liess, schon infolge der rein morphologischen Betrachtung kein Zweifel herrschen. Um ganz sicher zu gehen, wurden nun Kontrollfärbungen mit Weigerts Resorzin-Fuchsin und dem Unnaschen Orceïn für elastische Fasern gemacht. Alle mit dem Säurefuchsin ungefärbt gebliebenen deutlichen Fasern färbten sich auch bei diesen zwei Methoden gar nicht. Es unterliegt also nach dem negativen Ausfalle dieser Gegenversuche keinem Zweifel mehr, dass es sich bei den fraglichen Fasern um fibrilläres Bindegewebe handeln muss. Die Methoden von Weigert und Unna sind absolut verlässlich, weil sie überall und immer mit aller nur wünschenswerten Klarheit selbst die allerdünnsten elastischen Fäserchen färbten.

Im Verlaufe der Serie traten zwischen den im Zentrum der bindegewebigen Scheibe gelegenen Fibrillenbündeln die ersten farblosen chromaffinen Zellen auf. Entweder lagen sie ganz vereinzelt, oder aber sie erfüllten in Gestalt kleinerer und grösserer Gruppen die bindegewebigen Lücken. Man konnte dann die zwischen den Zellgruppen befindlichen Bindegewebsbündel, selbst wenn sie nur schwach gefärbt waren, noch deutlich erkennen. Hand in Hand mit der stetig zunehmenden Häufung der chromaffinen Zellen wurde die bindegewebige Abgrenzung der einzelnen Zellballen immer undeutlicher und nur relativ selten gelang der sichere Nachweis der Verbreitung der feinen und allerfeinsten Fäserchen.

Wie wir bei der Krähe gesehen haben, ist eines der charakteristischen Kennzeichen des Paraganglion caroticum seine organische Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem. Ähnliche Bauverhältnisse treffen wir bei der Wasseramsel und noch bei manchem Vogel an. Ich werde im nächsten Abschnitte genauer darauf zu sprechen kommen. Während also bei manchen Vögeln das Stroma des Paraganglion caroticum, in welchem die farblosen chromaffinen Zellen liegen, ausschliesslich nur von sympathischen Nervenfasern gebildet wird, ist dies bei den untersuchten Hühnern ganz anders. An Stelle des sympathischen Nervensystems tritt hier das fibrilläre, mit elastischen Fasern vermengte Bindegewebe. Dieses bildet der Hauptsache nach das Grundgewebe, welches die chromaffinen Zellgruppen umschliesst. Das Gefüge des Paraganglion caroticum ist nun, je nachdem die einzelnen Zellgruppen von schwachen oder starken bindegewebigen Scheidewänden umgeben werden, ein mehr einheitliches oder aber ein aufgelockertes. Einzelne Abschnitte des Paraganglion caroticum bestehen auf diese Weise nur aus lose aneinander gereihten, öfters vollkommen selbständigen Zellgruppen. Stets aber vereint eine gemeinschaftliche bindegewebige Kapsel alle, wenn auch verstreut angeordneten Zellgruppen zu einem einzigen Organ — dem Paraganglion caroticum.

Auf den ersten Blick kann dies Bild befremden, bei genauem Zusehen kann man aber auch bei den Hühnern den Zusammenhang des Paraganglion caroticum mit dem sympathischen Nervensystem nachweisen. Überall durchbrechen kleinere und grössere Nervenstämmchen die dicke Kapsel des Paraganglion caroticum, um in sein Inneres zu gelangen. Auffallend war bei dem Hahne der Reichtum der sympathischen Nerven an feinen markhaltigen Fäserchen.

Das Paraganglion caroticum besass bei den einzelnen Hühnern einen merklich verschiedenen Gehalt an Nervenfasern. Die meisten fand ich bei dem Hahne. In der Nähe des Paraganglion caroticum enthielten seine vom grossen sympathischen Halsganglion herkommenden Nerven kleine und grössere Gruppen farbloser chromaffiner Zellen, die gerade so wie jene des Paraganglion caroticum mit Vorliebe kugelrund waren. Im Gegensatze zu den anderen Hühnern lag in einem am Para-

ganglion vorbeiziehenden starken sympathischen Nerven eine grosse, runde Gruppe leuchtend gelber chromaffiner Zellen; auch in mehreren kleineren sympathischen Nerven fanden sich schöne gelbe chromaffine Zellen. Dieser Befund ist umso bemerkenswerter, als gelbe chromaffine Zellen in den peripheren Halsnerven nur noch einmal bei einer jungen Drossel vorkamen. Ihre Stelle wird hier von den farblosen chromaffinen Zellen eingenommen.

Es finden sich nun verstreute Ganglienzellen sowohl innerhalb der sympathischen Nerven als auch der Gruppen chromaffiner Zellen. Öfters liegen sie den letzteren nur von aussen an. Einzelne verstreute Ganglienzellen liegen ferner an verschiedenen Stellen innerhalb der bindegewebigen Kapsel des Paraganglion caroticum.

Die Nerven verteilen sich im Innern des Paraganglion caroticum nach allen Richtungen zwischen den einzelnen Zellgruppen und dringen gerade so wie bei der Krähe in das Innere vieler von ihnen ein. Hier lösen sie sich in der gleichen Weise auf und das endoneurale Bindegewebe bildet das Maschenwerk, in dessen Lücken die einzelnen chromaffinen Zellen liegen. Soweit besteht also eine völlige Übereinstimmung im Aufbau der chromaffinen Zellgruppen zwischen den Krähen und Hühnern. Bei den letzteren gibt es nun eine Anzahl von Gruppen, die in keinem nachweisbaren Zusammenhange mit sympathischen Nervenstämmchen stehen. Ihr Stroma wird dann von den Fortsetzungen des an ihrer Peripherie angehäuften Bindegewebes gebildet. In anderen Gruppen wieder ist das Stützgerüste ein zusammengesetztes, insofern als sich hier das endoneurale Bindegewebe mit den Ausläufern des übrigen Bindegewebes zu einem gemeinschaftlichen Netze verflicht. In diesem doppelten Ursprunge des bindegewebigen Gitterwerkes vieler Zellballen des Paraganglion caroticum kann ich keine prinzipielle Strukturverschiedenheit zwischen dem Paraganglion caroticum der Hühner und jenem der Krähen erblicken. Wie wir gesehen haben, setzt sich das Stützgerüst in einem anerkannt typischen Paraganglion — dem Paraganglion suprarenale — stets auf diese zweifache Weise zusammen. Hier tritt das endoneurale Bindegewebe dem übrigen gegenüber vollständig in den Hintergrund.

In manchen Zellballen der Hühner sind gerade so wie bei den Krähen die farblosen chromaffinen Zellen gruppenweise angeordnet, wobei sie öfters ebenfalls syncytial verschmolzen sein können.

Bedingt also auch bei den Hühnern die Verteilung des fibrillären Bindegewebes eine gewisse Veränderung im Aufbau des Paraganglion caroticum, so bestehen doch nirgends so durchgreifende, morphologische Unterschiede, die dem Paraganglion caroticum der Hühner eine Sonderstellung einräumen würden.

Soviel betreffs der Verteilung des Bindegewebes und der Nerven. Ersterem sind bei den einzelnen Hühnern in sehr verschiedener Menge elastische Fasern beigemengt. Diese finden sich nicht bloss in der Kapsel, sondern auch im Innern des Paraganglion caroticum. Die verschiedenen elastischen Fasern sind von einer sehr ungleichen Stärke. Die feinsten von ihnen stehen oft an der Grenze der Wahrnehmbarkeit. Bei der Henne β bildeten die elastischen Fasern wie bei keinem anderen Huhne mehr ausnehmend dicke Bündel und Balken in der Kapsel und im Innern des Paraganglion caroticum. Stellenweise verdrängten sie das fibrilläre Bindegewebe mehr minder vollständig. Die elastischen Fasern umgeben für gewöhnlich die Gruppen chromaffiner Zellen nur von aussen, doch dringen sie in ähnlicher Weise wie das fibrilläre Bindegewebe auch in ihr Inneres ein und endigen dann zwischen den einzelnen chromaffinen Zellen. Beim Hahne war die bindegewebige Kapsel des Paraganglion caroticum nur von wenigen und dünnen elastischen Fasern durchwebt. Zum Teil zogen welche ins Innere des Paraganglion und durchkreuzten es nach allen Richtungen, wobei sie sich niemals zu grösseren Bündeln vereinten. Beim Huhne γ besass die Kapsel wieder viel mehr elastische Fasern als beim Hahne, im Vergleiche zur Henne β dagegen war sie arm an solchen zu nennen. Im Innern des Paraganglion caroticum (Henne γ) verliefen nur ganz vereinzelte elastische Fasern ohne jede erkennbare systematische Anordnung. Auch das fibrilläre Bindegewebe besass nur eine relativ schwache Ausbildung. Diesem Umstande war es mit zu danken, dass in diesem Falle das Paraganglion caroticum ein mehr einheitliches Gefüge besass. Bei der Henne α war das reich entwickelte Bindegewebe der Kapsel nur von spärlichen elastischen Fasern durchzogen.

Vorläufig kann ich die Schwankungen des Gehaltes an elastischen Fasern im Paraganglion caroticum der verschiedenen Hühner nur auf uns unbekannte, individuelle Ursachen zurückführen.

Überall dort, wo ein Hilus im Epithelkörper ausgebildet war, setzten sich sowohl die bindegewebigen als auch die elastischen Fasern der Kapsel des Paraganglion caroticum in jenen hinein kontinuierlich fort. Bei der Henne α war der Hilus besonders auf der rechten Seite auffallend tief, aber auch auf der linken Halsseite sehr deutlich entwickelt. Beim Hahne war der Hilus rechts auffallend seicht, links erreichte er wohl eine grössere Tiefe, blieb aber dennoch weniger ausgebildet als bei der Henne α. Bei den übrigen Hühnern fehlte eine eigentliche Hilusbildung im Epithelkörper. Höchstens machte sich an der Stelle, an welcher sonst der Hilus gelegen zu sein pflegt, eine leichte Einziehung der Oberfläche des Epithelkörpers bemerkbar. In diesen Fällen entsendet die bindegewebige Kapsel des Paraganglion caroticum keinen Fortsatz zum Epithelkörper; trotzdem reicht die erstere dabei stellenweise bis an diesen heran.

Die gewebliche Verknüpfung des Paraganglion caroticum mit der Wand der Carotis communis kann eben so wie jene mit dem Epithelkörper eine mehr minder weitgehende sein. Für gewöhnlich lag das Paraganglion caroticum nur in der Nähe der Carotis communis, mit dieser nur durch die zuführende Arterie zusammenhängend. Bei der Henne β kam es aber auf der rechten Halsseite zu einer innigen Verschmelzung der Carotiswand mit der bindegewebigen Kapsel des Paraganglion caroticum. Diese Vereinigung bestand jedoch nur in wenigen Schnitten. Die bindegewebigen und elastischen Fasern der Kapsel zogen ohne Unterbrechung zwischen jene der Adventitia der Carotis und durchflochten sich mit dieser aufs innigste. Das Paraganglion caroticum bildete hier tatsächlich, allerdings nur auf eine ganz kurze Strecke, eine Wandverdickung der Carotis communis. In den folgenden Schnitten löste sich das Paraganglion caroticum wieder vollständig von der Carotis communis ab. — Ihr gegenseitiger Zusammenhang wurde dann wie bei den anderen Hühnern nur durch die zuführende Arterie besorgt. Diese besass manchmal bald nach ihrem Ursprunge aus der Carotis communis und noch vor ihrem Eintritte in das

Paraganglion caroticum eine Verdickung ihrer Adventitia, die in verschiedener Menge einzelne oder zu Gruppen gehäufte farblose chromaffine Zellen enthielt.

In bezug des Ursprunges der für das Paraganglion caroticum bestimmten Hauptarterie herrschten bei den einzelnen Hühnern kleine Differenzen, die ich nun näher besprechen will. Bei der Henne α waren die Verhältnisse rechts und links gleich. Von der Carotis communis ging ein stärkeres Arterienstämmchen ab. Dieses teilte sich alsbald in eine für den postbranchialen Körper bestimmte und eine andere Arterie, die gegen das Paraganglion caroticum zog. Vor ihrem Eintritt in das letztere teilte sich diese Arterie in einen fürs Paraganglion caroticum bestimmten Ast und in einen weiteren Zweig, welcher, die äussersten Schichten der bindegewebigen Kapsel des Paraganglion caroticum tangential durchsetzend, direkt in den Epithelkörper zog. Bei der Henne β war die Gefässverteilung folgende. Linke Halsseite: Von der Carotis communis ging eine grössere Arterie ab, von welcher gleich nach ihrem Ursprunge zwei kleine Arterien in einer kurzen Entfernung voneinander abzweigten. Beide zogen gleichzeitig in das Paraganglion caroticum, während die direkte Verlängerung der ursprünglichen Arterie sich zum Epithelkörper begab. Rechte Halsseite: Von der für den Epithelkörper bestimmten Arterie ging nur eine einzige Arterie ab, sonst herrschten hier dieselben Verhältnisse wie links. Interessant war nur der Befund, dass nicht bloss die für das Paraganglion caroticum, sondern auch jene für den Epithelkörper bestimmte Arterie eine von farblosen chromaffinen Zellen durchsetzte Verdickung ihrer Adventitia besass. Beim Hahne war die Gefässverteilung links und rechts dieselbe. Beidemal zweigte von der Carotis communis eine stärkere Arterie ab, die bald in zwei Äste zerfiel. Einer von ihnen zog direkt in den postbranchialen Körper, der andere wendete sich dem Paraganglion caroticum zu. In seiner Nähe spaltete er sich seinerseits in zwei kleinere Arterien, von denen eine in das Paraganglion caroticum einbog, die andere dagegen an diesem vorüber zum Epithelkörper gelangte. Bei der Henne γ konnte die Gefässverteilung nicht mit Sicherheit ermittelt werden, weil einige Serienschnitte in Verlust geraten waren. Doch schienen hier dieselben Verhältnisse wie bei der Henne β vorzuliegen.

Ein Vergleich der bei den Hühnern erhobenen Befunde lehrt nun folgendes: Das allen Hühnern Gemeinsame besteht darin, dass die für das Paraganglion caroticum bestimmte Arterie niemals direkt von der Carotis communis entsprang. Überall dort, wo ein postbranchialer Körper entwickelt war, ging die für den Epithelkörper bestimmte Arterie nicht unmittelbar von der Carotis communis ab, sondern entstand erst durch die Teilung einer gemeinsamen Arterie, von welcher der andere Zweig zum postbranchialen Körper abbog. Bei der Henne β dagegen nahm die für den Epithelkörper bestimmte Arterie ihren Ursprung direkt aus der Carotis communis.

Schon innerhalb der bindegewebigen Kapsel des Paraganglion caroticum löste sich die Hauptarterie in mehrere Äste auf. Im Innern des Paraganglion caroticum zerfielen diese alsbald in Kapillaren, welche die Zellballen nicht bloss an ihrer Aussenseite umgaben, sondern auch nach allen Richtungen durchzogen. Innerhalb der Kapsel und in der Peripherie des Paraganglion caroticum lagen stets mehrere deutliche Venendurchschnitte.

Zum Schlusse gehe ich zur näheren Beschreibung des eigentlichen zelligen Parenchyms des Paraganglion caroticum über. Ich kann mich hier ganz kurz fassen, indem ich diesbezüglich auf den Abschnitt „Cytologie" (Seite 699—702) bei den Krähen verweise. Sehen wir von dem ganz eigentümlichen Verhalten des fibrillären Bindegewebes ganz ab, so besteht das Paraganglion caroticum der Hühner in derselben Weise wie bei den anderen Vögeln aus den farblosen chromaffinen Zellen. Diese waren entweder zu verschieden grossen Gruppen vereint oder lagen ganz vereinzelt im Bindegewebe. Sämtliche Gruppen chromaffiner Zellen wurden aber stets von einer gemeinsamen Kapsel zu einem Gesamtorgan zusammengefasst.

Um einen vergleichenden Überblick über die Grösse des Paraganglion caroticum der einzelnen Vögel zu gewinnen, wurden stets mit dem Okularmikrometer seine zwei grössten in der Bildfläche gelegenen Durchmesser gemessen. Den dritten auf beiden senkrecht stehenden Durchmesser erhielt ich durch Zählung der einzelnen Serienschnitte.

Henne α: 1. rechts. Fixation in 100 ccm 3% Kaliumbichromat + 6 ccm Eisessig durch 3 Tage.

Mit Kapsel: $d_1 = 0,6$ mm
$d_2 = 0,48$ „
$d_3 = 0,4$ „
Ohne Kapsel: $d_1 = 0,4$ „
$d_2 = 0,21$ „
$d_3 = 0,2$ „

2. Links. Fixation in 100 ccm Zenkerscher Lösung + 7 ccm Eisessig durch 3 Tage.

Mit Kapsel: $d_1 = 0,6$ mm
$d_2 = 0,52$ „
$d_3 = 0,44$ „
Ohne Kapsel: $d_1 = 0,32$ „
$d_2 = 0,22$ „
$d_3 = 0,2$ „

Henne β: 1. rechts. Fixation in konzentrierter Sublimat-Kochsalzlösung durch 24 Stunden.

Mit Kapsel: $d_1 = 0,6$ mm
$d_2 = 0,4$ „
$d_3 = 0,2$ „

2. Links. Fixation in Müllerscher Flüssigkeit 9: Formol 1 durch 4 Tage.

Mit Kapsel: $d_1 = 0,61$ mm
$d_2 = 0,41$ „
$d_3 = 0,4$ „

Hahn: rechts. Fixation in Müller 9 : Formol 1 durch 9 Tage.

Mit Kapsel: $d_1 = 0,8$ mm
$d_2 = 0,57$ „
$d_3 = 0,56$ „

Diese Maße mögen zum Beweise dafür dienen, dass die Grössenschwankungen des Paraganglion caroticum sich bei den einzelnen Hühnern in engen Grenzen halten.

Das Plasma der einzelnen chromaffinen Zellen zeigt gerade so wie bei den Krähen und den meisten anderen Vögeln nach Fixierung in Müller 9 : Formol 1, oder 3% Kaliumbichromat 9 : Formol 1 einen verschieden guten Erhaltungszustand. Ich fand oft neben tadellos fixierten Zellen solche, deren Plasma fast oder gänzlich geschwunden war. Die Resultate, welche man bei der Färbung mit den diversen Kern- und Plasmafarbstoffen bekam,

stimmten völlig mit jenen bei den anderen Vögeln überein. Es bestand zwischen den Krähen und Hühnern nur insofern ein kleiner Unterschied, als sich bei den letzteren das Plasma mancher Zellen mit Kernfarbstoffen merklich intensiver färbte, während die Kerne viel heller blieben.

Die Kerne gleichen in bezug auf Form, Grösse und Struktur den Kernen der anderen Vögel. Sie sind entweder rund, oval oder länglich, manchmal an einem Ende etwas aufgetrieben. Sie enthalten ein oder zwei grössere Kernkörperchen und mehrere kleinere Chromatinbrocken. Die Durchmesser einiger Kerne seien hier noch angeführt:

Kern	a	d_1 = 0,006 mm	d_2 = 0,006 mm
„	b	d_1 = 0,005 „	d_2 = 0,005 „
„	c	d_1 = 0,006 „	d_2 = 0,007 „
„	d	d_1 = 0,005 „	d_2 = 0,006 „
„	e	d_1 = 0,004 „	d_2 = 0,005 „
„	f	d_1 = 0,004 „	d_2 = 0,006 „

Ein zusammenfassender Überblick über die gesamten Befunde lehrt nun folgendes: Das Paraganglion caroticum der Hühner stellt sich wohl infolge der ganz besonders reichen Entwicklung seines bindegewebigen und elastischen Stützgerüstes in einen gewissen Gegensatz zu dem Paraganglion caroticum aller anderen untersuchten Vögel. Ein vergleichendes Studium der eigentlichen Parenchymzellen lehrt aber, dass sie denjenigen der übrigen Paraganglia carotica vollkommen gleich sind. Ihr inniger Zusammenhang mit dem sympathischen Nervensystem ist auch bei den Hühnern deutlich ausgesprochen, er wird nur durch das reichlichst vorhandene Stützgewebe stellenweise verdunkelt, teils aber in gewissem Sinne abgeändert. Ich stehe daher nicht an, das bei den Hühnern vorgefundene Organ ebenfalls als ein Paraganglion caroticum aufzufassen und es dem der anderen Vögel als gleichwertig an die Seite zu stellen.

III. Das Paraganglion caroticum der Wasseramsel.

Die Lagebeziehung des Paraganglion caroticum zu dem ihm zunächst befindlichen Epithelkörper kann bei den einzelnen Arten eine verschiedene sein. Wir haben die betreffenden Verhältnisse bei den Krähen und Hühnern kennen gelernt. Bei den Krähen

und in ähnlicher Weise bei einer Taube, einem Käuzchen, einer alten Eule und manchem Huhne war das Paraganglion caroticum vom Epithelkörper entweder eine Strecke weit entfernt oder lag in seiner unmittelbaren Nähe. Die Oberfläche des Epithelkörpers war an keiner Stelle in Gestalt eines Hilus eingebuchtet. Bei anderen Hühnern wieder setzte sich ein deutlicher Fortsatz der bindegewebigen Kapsel des Paraganglion caroticum in einen im Epithelkörper befindlichen Hilus fort. Das eigentliche zellige Parenchym des Paraganglion caroticum blieb dabei stets ausserhalb des Epithelkörpers. Nur ein einzigesmal fand ich wenige farblose chromaffine Zellen zwischen den bindegewebigen Faserbündeln, die in den Hilus eindrangen.

Es gibt nun eine ganze Anzahl von Vögeln (Wasseramsel, Fink, Drossel, Gimpel, Zeisig, Kreuzschnabel), bei welchen das Paraganglion caroticum entweder vollständig oder doch wenigstens zum grossen Teil in das Innere des Epithelkörpers versenkt ist. Die gegenseitige Verbindung beider Organe wird dadurch die denkbar innigste.

Meiner nun folgenden Beschreibung lege ich die Serie durch das Paraganglion caroticum von der rechten Halsseite der Wasseramsel zu Grunde. Das meiste meiner Ausführungen kann auch auf die anderen hierher gehörigen Vögel angewendet werden, da sich bei allen im wesentlichen dieselben Verhältnisse vorfanden. Auf verschiedene kleinere Differenzen werde ich später an geeigneter Stelle zu sprechen kommen. Ganz zum Schlusse werde ich in einer kurzen tabellarischen Zusammenstellung die bei den einzelnen Vögeln erhobenen Befunde aneinanderreihen.

Bei der Wasseramsel fanden sich nur zwei Epithelkörper (rechts), die auf entgegengesetzten Seiten der Carotis communis lagen. Den kaudalen trennte der Stamm der Vena jugularis von der Carotis communis, der kraniale dagegen war der letzteren viel mehr genähert und von ihr durch zahlreiche sympathische Nerven getrennt, die in das Paraganglion caroticum zogen. Die Nerven nahmen ihren Ursprung aus dem grossen in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers gelegenen sympathischen Ganglion und zogen im Bogen um den letzteren herum. Dort wo sie den kaudalen Epithelkörper fast berührten, besass dieser einen

schmalen aber ziemlich tiefen Hilus. Dieser war hauptsächlich nur von Bindegewebe und der Hauptarterie des Epithelkörpers erfüllt. Die sympathischen Nervchen bildeten vor dem Hilus ein ganz lockeres Geflecht, von welchem aus spärliche Fasern in den Hilus einbogen. Farblose chromaffine Zellen waren nirgends im letzteren aufzufinden. Dafür lag ein kleines aus farblosen chromaffinen Zellen zusammengesetztes Paraganglion ausserhalb des Epithelkörpers in der Nähe des Einganges zu seinem Hilus. Es wurde allseitig von den sympathischen Nerven umgeben und durchzogen. Von der für den Epithelkörper bestimmten Arterie zweigten vor ihrem Eintritte in den Hilus mehrere kleinere Arterien ab, die sich mit den vor dem Hilus liegenden Nerven durchflochten. Eine von diesen Teilarterien durchzog das Paraganglion in der Richtung seines grössten Durchmessers. Nachdem dieses schon geschwunden war, lagen dann noch vereinzelte farblose chromaffine Zellen in der Adventitia dieser Arterie.

Ehe das eigentliche kranialwärts gelegene Paraganglion caroticum erschien, besass die Adventitia der Carotis communis an der Stelle, an welcher später die für das Paraganglion caroticum bestimmte Arterie abging, eine lokale bindegewebige Verdickung. Diese Arterie durchsetzte die letztere und teilte sich gleich nach ihrem Ursprunge in mehrere Äste, die sich miteinander geflechtartig verbanden. Das ganze Gefässkonvolut lag der Carotis communis von aussen an. Die Wand der letzteren hatte mittlerweile ihre normale Stärke wieder erreicht. An seiner der Carotis abgewendeten Peripherie wurde das Arteriengeflecht von den zum Paraganglion caroticum gehörigen Nerven kranzartig umfasst. Diese enthielten feine markhaltige Fäserchen. Später drangen die Nerven überall zwischen die Arterien. Dabei enthielten sie anfänglich nur wenige, dann aber immer mehr gehäufte farblose chromaffine Zellen und vereinzelte oder zu Gruppen angeordnete Ganglienzellen. Der inzwischen aufgetretene kraniale Epithelkörper hüllte in Gestalt eines sichelförmig gekrümmten Körpers das aus Nerven, chromaffinen Zellen und Arterien zusammengesetzte Organ ein. Fig. 7, Taf. XXV, illustriert diese Verhältnisse. Die Aushöhlung an der rechten Seite des Epithelkörpers (ep. kp.) wird der Hauptsache nach von einem aus marklosen und auch markhaltigen Nerven zusammengesetzten Plexus erfüllt. Ein besonders starkes sympathisches Nervenstämmchen (sy. n.) zieht direkt

in den Hilus hinein. Hier verlaufen die einzelnen Nerven oder auch nur Nervenfaserbündel in den verschiedensten Richtungen. In der Figur sind fünf grössere und drei kleinere Querschnitte feiner Nerven zu sehen. Einer von ihnen, rechts oben in der Zeichnung, ist mit (n. qu.) bezeichnet, die anderen sind ohne weiteres leicht herauszufinden. Die Lücken des nervösen Flechtwerkes werden nun in genau derselben Weise wie bei den Krähen von zahlreichen aus farblosen chromaffinen Zellen zusammengesetzten Gruppen (zb.[1-4]) ausgefüllt. Hier sind erst vier von ihnen zu sehen. Später werden die Nervenfasern durch die stetige Zunahme des chromaffinen Gewebes immer mehr verdrängt. Die Zellgruppen liegen dann dicht nebeneinander. Dabei können sie entweder ihre kugelrunde Gestalt behalten oder aber es finden sich grössere mehr unregelmässige Zellkomplexe, bei denen ihre Zusammensetzung aus einigen Untergruppen mehr minder deutlich ist. Es kann sich aber in diesen Fällen ebensogut um einen unvollständigen Zerfall einer ursprünglich einheitlichen Anlage in einzelne Untergruppen handeln. Die einzelnen Zellballen werden von den Nervenfasern unmittelbar umsponnen. Zwischen den Zellballen verlaufen in den verschiedensten Richtungen zahlreiche Arterien und Kapillaren. Fünf Querschnitte von kleinen Arterien sind miteingezeichnet worden. Vier liegen am oberen Rande des Paraganglion caroticum, der fünfte (art.) rechts unten am Eingang in den Hilus.

Die Gesamtheit aller innerhalb des Epithelkörpers eingeschlossenen Nerven, chromaffinen Zellen, Arterien und Kapillaren stellt eben nichts anderes als das eigentliche Paraganglion caroticum dar. An seiner dem Epithelkörper zugekehrten Oberfläche wurde es von einer sehr dünnen bindegewebigen Hülle (bdg.) umgeben, die sich gerade so wie bei den Krähen der Hauptsache nach aus den Fortsetzungen des Epineurium der verschiedenen sympathischen Nerven aufbaute. Spärliche bindegewebige Fasern, die teils von der Kapsel, teils aber von den Septen des Epithelkörpers herrührten, verstärkten diese Umhüllung. Das Paraganglion caroticum bildete aber durchaus nicht in allen Schnitten einen so wohl abgegrenzten Körper wie in der Fig. 7. Einzelne seiner Zellballen ragten vielmehr stellen-

weise stark aus seiner Peripherie heraus und drangen oft ziemlich tief zwischen die Zellstränge des Epithelkörpers vor. Ganz besonders war dies bei einem alten Finken ausgeprägt. (Siehe diesbezüglich S. 744.)

Der grosse in den Hilus hineinziehende Nerv (sy. n.) enthielt mehrere Gruppen farbloser chromaffiner Zellen. Eine besonders grosse (zb.^{5}) lag ganz in seiner Achse. Nach oben von ihr bemerkt man noch einen kleinen runden Zellballen (zb.^{6}), der dem Nerven nur von aussen anliegt. In Fig. 8, Taf. XXV, ist die rechte Hälfte des Zellballens (zb.^{5}) und der Ballen (zb.^{6}) vergrössert gezeichnet. Der grosse Nerv zerteilt sich in der Peripherie des Paraganglion (zb.^{5}) und umgreift dieses auf allen Seiten. Ein grosser Teil seiner Fasern dringt aber in das Innere des Zellballens zwischen die chromaffinen Zellen ein.

Nirgends scheidet eine bindegewebige Hülle das Paraganglion vom eigentlichen Nervengewebe. Der kleine Zellballen (zb^6) dagegen ist durch eine kernhaltige bindegewebige Hülle von dem grossen Nerven getrennt. Ein Vergleich der Fig. 8 mit Fig. 3—5, Taf. XXIV, zeigt, dass es sich sowohl bei der Krähe als auch hier bei der Wasseramsel um dieselben farblosen chromaffinen Zellen handelt. In der Fig. 8, Taf. XXV fallen einem sofort die von der Krähe her so gut bekannten scharfen Begrenzungslinien vieler chromaffiner Zellen auf; auch bei der Wasseramsel sind viele der von den Linien begrenzten Zellhöfe leer oder nur mit einer sich fast nicht färbenden Substanz in spärlichen Resten erfüllt. Die Zellkerne haben das genaue Aussehen, wie jene des Paraganglion caroticum der Krähe.

Nach all dem Gesagten kann es keinem Zweifel unterliegen, dass es sich bei dem vom Epithelkörper umschlossenen Organ um ein typisches Paraganglion caroticum handelt. Auffallend bleibt nur im Gegensatze zu den anderen Vögeln seine Lage innerhalb des Epithelkörpers. Die Verbindung beider Organe wird dadurch bei der Wasseramsel und allen übrigen hierher gehörigen Vögeln (Gimpel, Zeisig, Drossel, Kreuzschnabel etc.) eine organische. Zu Beginn und Schluss der Serie, wenn der Eingang zum Hilus des Epithelkörpers noch nicht angeschnitten ist, umschliesst der letztere das Paraganglion caroticum in Form eines Ringes. Dies Bild erklärt sich dadurch.

dass das Paraganglion caroticum im Innern des Epithelkörpers eine grössere Ausdehnung besitzt, als der Durchmesser des Einganges in den Hilus beträgt. Unwillkürlich muss man beim Anblicke des ringsum vom Epithelkörper umschlossenen Paraganglion caroticum an das Paraganglion suprarenale der Säugetiere denken, das in ähnlicher Weise von der Nebenniere (Rinde) umgeben wird. Ich glaube an dieser Stelle am passendsten zwei schematische Zeichnungen einfügen zu können, die Kohn auf S. 3 seiner Arbeit „Über die Nebenniere" (4) zur Illustrierung der Verbindung des Paraganglion suprarenale mit der Nebenniere gibt.

Diese beiden Figuren könnten ebensogut auch von dem Paraganglion caroticum der Vögel herstammen. Vergleichen wir

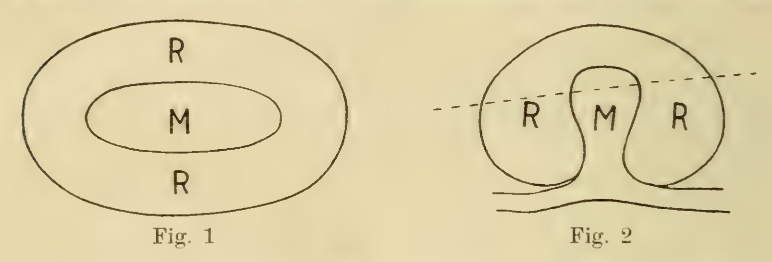


Fig. 1 Fig. 2

mit Fig. 2 die von der Wasseramsel herrührende Fig. 7, Taf. XXV, so ergibt sich betreffs der Ineinanderschachtelung von Paraganglion und Epithelkörper ohne weiteres eine völlige Gleichheit. Auch beim Vogel sitzt der Epithelkörper „pilzhutförmig" dem Paraganglion caroticum auf, das sich nach aussen stielförmig fortsetzen kann. Denken wir uns nun beim Vogel den Epithelkörper längs der von mir gezeichneten punktierten Linie (Fig. 2) durchschnitten, dann bekommen wir das genaue Bild von Fig. 1. In der Mitte des ringförmigen Epithelkörpers liegt gewissermassen als „zentrale Marksubstanz" das Paraganglion caroticum.

Sehen wir nun zu, ob sich der Vergleich zwischen dem Paraganglion caroticum der Vögel und dem Paraganglion suprarenale der Säugetiere genauer durchführen lässt. Das Paraganglion caroticum der Vögel besteht in ähnlicher Weise wie das Paraganglion suprarenale der Säugetiere aus einer mehr minder scharf umgrenzten Anhäufung von chromaffinen Zellen, die sich vom Epithelkörper ebenso

deutlich abhebt, wie das Paraganglion suprarenale von der Nebenniere (Rinde). Bei den Vögeln und Säugetieren bildet die Trennungslinie zwischen dem chromaffinen und epithelialen Gewebe nicht immer eine regelmässige länglich-ovale Figur, sondern besitzt an mehreren Stellen verschiedene Knickungen. Dies kommt daher, weil sich aus der Hauptmasse des Paraganglion caroticum und suprarenale Ballen und Stränge chromaffiner Zellen ungleich weit in den Epithelkörper und die Nebenniere vorschieben. Wie wir durch die Untersuchungen über das Paraganglion suprarenale der Säuger wissen, können seine chromaffinen Zellen an mehreren Stellen die ganze Nebenniere (Rinde) durchsetzen und sich an der Aussenseite der letzteren mit den daselbst befindlichen Anhäufungen von chromaffinen Zellen sog. „Marksubstanz" verbinden.

Im Gegensatze dazu findet man bei allen jenen Vögeln, bei denen das Paraganglion caroticum im Innern des Epithelkörpers liegt, ausnahmslos nur eine einzige Lücke an der einen Seite im Epithelkörper, durch welche das Paraganglion caroticum teilweise frei herausragt und dadurch mit den ausserhalb des Epithelkörpers befindlichen Anhäufungen chromaffinen Gewebes in Verbindung stehen kann. Es schieben sich, wie schon früher erwähnt, die chromaffinen Zellen des Paraganglion caroticum wohl auch an anderen Stellen seiner Peripherie manchmal etwas tiefer in den Epithelkörper vor (Fink), niemals aber erreichen sie dabei seine äussere Oberfläche, sondern sind von ihr durch eine deutliche Lage von epithelialen Zellsträngen geschieden.

Das Paraganglion caroticum ist nicht bei allen Vögeln gleich tief in den Epithelkörper versenkt. Diesbezüglich bestehen ganz unberechenbare individuelle Schwankungen. So kommt es, dass das Paraganglion caroticum einmal fast ganz im Epithelkörper steckt, das anderemal aber nur mit einem kleineren oder grösseren Abschnitte. Auch die Weite der Lücke, durch welche das Paraganglion caroticum nach aussen ragt, kann grösser oder kleiner sein. Besitzt also die Lage des Paraganglion caroticum der Vögel innerhalb des Epithelkörpers in mancher Beziehung viel Ähnliches mit jener des Paraganglion suprarenale der Säugetiere innerhalb der Nebenniere (Rinde), so besteht doch zwischen beiden der Unterschied, dass bei den Vögeln der

einseitige und breite Austritt des chromaffinen Gewebes aus dem Epithelkörper die ausnahmslose Regel bildet, während das Paraganglion suprarenale der Säugetiere von der Nebenniere viel fester eingehüllt wird. Diese morphologischen Differenzen sind aber meines Erachtens nur graduelle und keine essentiellen und können infolgedessen gegen die oben angeführte Analogie der Lage des Paraganglion caroticum vieler Vögel und des Paraganglion suprarenale der Säugetiere nicht verwertet werden.

Der Vergleich zwischen diesen beiden Paraganglien lässt sich aber infolge weiterer wichtiger histologischer Befunde noch vervollständigen. Die organische Verschmelzung des Paraganglion caroticum mit dem Epithelkörper kommt, ganz abgesehen von ihrer Ineinanderlagerung, dadurch zum Ausdrucke, dass das arterielle und venöse Gefässsystem beider teilweise ein gemeinschaftliches ist. Bei den Säugetieren erfolgt wie bekannt schon innerhalb der bindegewebigen Kapsel an der Aussenseite der Nebenniere (Rinde) eine Teilung der zuführenden Arterien. Innerhalb der Nebenniere selbst verlaufen nur Kapillaren, die sich direkt in das Paraganglion suprarenale (Mark) begeben und dort schliesslich in Venen übergehen. Die Vena suprarenalis leitet dann als einzige Sammelvene das Blut aus dem Paraganglion suprarenale ab. Die Gefässversorgung bei den genannten Vögeln (Gimpel, Zeisig, Wasseramsel, Drossel, Kreuzschnabel, Fink) ist ebenfalls eine gemeinschaftliche. Meiner nun folgenden Beschreibung lege ich die Serie durch das Paraganglion caroticum eines alten Zeisigs von der linken Halsseite zugrunde.

Der kraniale Epithelkörper lag in der Nähe der Carotis communis. Die für das Paraganglion caroticum bestimmte Arterie entsprang direkt aus letzterer. Während ihres gegen den Epithelkörper gerichteten Verlaufes teilte sich die Arterie wiederholt. Die einzelnen kleineren Arterien waren, ehe sie noch den Epithelkörper erreichten, von Gruppen farbloser chromaffiner Zellen teilweise oder ganz umhüllt. Das Paraganglion caroticum entstand durch eine fortgesetzte Häufung der chromaffinen Zellen in der Richtung gegen den Epithelkörper. Die chromaffinen Zellgruppen standen überall in der bekannten Weise mit sympathischen Nerven in direkter geweblicher Verknüpfung. Gleichzeitig zerfielen die

im Innern des Paraganglion caroticum befindlichen Arterien in immer kleinere Teiläste und schliesslich in Kapillaren, die das Paraganglion caroticum nach allen Richtungen durchzogen. Dieses wurde später genau so wie bei der Wasseramsel ganz vom Epithelkörper umschlossen. Die Kapillaren des letzteren gingen direkt aus den Arterien des Paraganglion caroticum hervor. Bei manchem Vogel (Gimpel, Kreuzschnabel, Wasseramsel) bildete die für das Paraganglion caroticum bestimmte Arterie im Hilus des Epithelkörpers noch vor Auftritt der chromaffinen Zellballen ein Maschenwerk. Innerhalb seiner Lücken lagen dann später die chromaffinen Zellen. Ein Teil dieses arteriellen Flechtwerkes kam dabei anfänglich ganz an die Innenseite des Epithelkörpers zu liegen.

Die Arterien zerfielen nun entweder an der Innenseite des Epithelkörpers in Kapillaren und diese erst zogen in das Innere des letzteren (Wasseramsel, Gimpel, ein zweiter Zeisig), oder aber es drangen nebenbei kleinere Arterien direkt in den Epithelkörper und zerfielen erst innerhalb dieses in Kapillaren (1 Gimpel, 1 Kreuzschnabel). Letztere umspinnen innerhalb des Epithelkörpers die einzelnen Zellstränge in Form länglicher Maschen. Im Gegensatze dazu bilden sie im Paraganglion caroticum ein ganz unregelmässiges Flechtwerk. In der ganzen Peripherie des Paraganglion caroticum hängen seine Kapillaren mit jenen des Epithelkörpers zusammen.

Wie verhält es sich nun mit der Abfuhr des venösen Blutes. Dieses verlässt den Epithelkörper teils durch verschiedene Venen, die von seiner äusseren Oberfläche entspringen, teils durch solche, die aus dem Hilus herausziehen. Diese letzteren leiten zugleich auch das Blut aus dem Paraganglion caroticum ab. Sie bilden nämlich die Sammelvenen zahlreicher die ganze Peripherie des Paraganglion caroticum umspinnender Venen. Diese liegen somit eigentlich an der Grenze zwischen dem Paraganglion caroticum und dem Epithelkörper. Sie sind zwischen beide Organe so eingeschaltet, dass sie auf der einen Seite vom Paraganglion caroticum, auf der anderen vom Epithelkörper unmittelbar umgeben werden. Die Venenwand bestand nur aus einem einfachen Endothel nnd wenigen bindegewebigen, mit elastischen Fäserchen vermengten Fasern. Man kann ebensogut sagen, dass diese Venen dem Paraganglion

caroticum wie dem Epithelkörper angehören. Sie nehmen nun aus beiden Organen die Kapillaren und auch kleinere Venen in gleicher Weise auf. Sie vereinten sich dann zu zwei grösseren Sammelvenen, die aus dem Hilus des Epithelkörpers heraustraten. Möglicherweise wird man nach Ausführung von Injektionspräparaten noch mehrere solcher Venen entdecken. Ich konnte nur zwei grosse Venen am Hilusrande auffinden. Ich muss es unentschieden lassen, ob das Paraganglion caroticum ebenso wie der Epithelkörper seine eigenen ableitenden Venen besitzt, oder ob alle seine Venen sich mit jenen des Epithelkörpers zu den zwei grossen Sammelvenen verbinden. Ich möchte es aber für wahrscheinlich halten, dass auch das Paraganglion caroticum zum Teil sein eigenes venöses System hat.

Ein zusammenfassender Überblick über die Gefässverteilung im Paraganglion caroticum und Epithelkörper ergibt für alle Vögel, bei welchen diese Organe in der eben geschilderten Art ineinander geschoben sind, im wesentlichen die gleichen Verhältnisse. Es besteht überall ein inniger Zusammenhang zwischen dem arteriellen und venösen Gefässsystem des Paraganglion caroticum und des Epithelkörpers. Letzterer besitzt aber zum Teil ein deutliches, vom Paraganglion caroticum vollständig getrenntes Venensystem.

Das wichtigste Vergleichsmoment, welches der Homologie der Paraganglia carotica aller Vögel zugrunde liegt, bleibt ihre organische Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem. Diese war auch bei allen hierher zu rechnenden Vögeln (Gimpel, Zeisig, Fink, Wasseramsel, Drossel, Kreuzschnabel) im Wesen die gleiche wie bei der Krähe, nur kam dies nicht immer so deutlich wie bei der letzteren zum Ausdrucke. Es umgab nämlich manchmal gehäuftes, mit elastischen Fasern vermengtes fibrilläres Bindegewebe manche von den Zellgruppen des Paraganglion caroticum. Auf diese Weise wurden ähnliche Struktureigentümlichkeiten in der gröberen Zusammensetzung des Paraganglion caroticum geschaffen, wie ich dies genauer beim Huhn beschrieben habe. Ich verweise daher hier auf dieses Kapitel. Das Paraganglion caroticum eines alten Kreuzschnabels besass einen ganz besonders grossen Reichtum an bindegewebigen und elastischen Fasern. Hier war das gesamte Paraganglion caroticum an seiner Oberfläche von ihnen

umhüllt. Die bindegewebigen und elastischen Fasern scheiden aber dabei keineswegs den Epithelkörper von dem Paraganglion caroticum. Sie verflechten sich vielmehr mit den Fasern des Stützgerüstes des Epithelkörpers aufs innigste. Das Bindegewebe des Paraganglion caroticum hängt mit jenem des Epithelkörpers in derselben Weise zusammen, wie das Stützgerüst des Paraganglion suprarenale mit dem der Nebenniere.

Zum Schlusse möchte ich nochmals kurz zusammenfassend auf die Ähnlichkeit hinweisen, die betreffs der Lage zwischen dem Paraganglion caroticum der Vögel und dem Paraganglion suprarenale der Säugetiere besteht. Beide Paraganglien stehen mit Epithelkörpern, denn auch die Nebenniere (Rinde) ist, wie Kohn zeigte, eine Drüse vom Bau eines Epithelkörpers, in einem ähnlichen, innigen Zusammenhange. Bei dem Paraganglion suprarenale der Säugetiere ist er noch viel deutlicher als beim Paraganglion caroticum der Vögel ausgeprägt. Das arterielle und venöse Gefässsystem des Paraganglion caroticum und des Epithelkörpers der Vögel hängt in ähnlicher Weise zusammen, wie jenes des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere bei den Säugetieren. Es bestehen aber zwischen den hierher zu zählenden Vögeln und Säugern auch gewisse Differenzen. Während bei den letzteren das arterielle Blut auf dem Umwege durch die Nebenniere ins Paraganglion suprarenale gelangt, ist bei den Vögeln der Weg zum Teil ein umgekehrter. Hier verteilen sich die Arterien meist erst im Innern des Paraganglion caroticum, ehe sie an den Epithelkörper herantreten, um an seiner inneren Oberfläche (im Hilus) in Kapillaren zu zerfallen, oder aber unaufgelöst in den Epithelkörper einzudringen. Ein anderer Teil der für den letzteren bestimmten Arterien entspringt bei manchen Vögeln aus dem Gefässkranze, welcher die äussere, im Hilus des Epithelkörpers befindliche Oberfläche des Paraganglion caroticum überzieht. Diese Arterien müssen nicht erst das Paraganglion caroticum vor ihrem Eintritt in den Epithelkörper passieren. Dieser Umstand kann aber nicht in dem Sinne einer Trennung zwischen dem Gefässsystem beider miteinander verbundenen Organe gedeutet werden, da alle an der Grenze zwischen dem Epithelkörper und dem

Paraganglion caroticum verlaufenden Arterien in gleich inniger Weise mit jenen beider Organe zusammenhängen. Sie stellen nur einen Abschnitt des gemeinsamen, im Epithelkörper und Paraganglion caroticum gelegenen arteriellen Gefässnetzes dar. Betreffs der Verteilung der Venen bestehen zwischen den Säugetieren und den Vögeln gewisse Unterschiede. Die Vena suprarenalis sammelt bei den ersteren sowohl das aus der Nebenniere als auch aus dem Paraganglion suprarenale abstammende Blut. Bei den Vögeln dagegen sind der Vena suprarenalis der Säuger bloss jene Venen gleichzusetzen, die durch den Hilus hervorkommen. Diese entstehen durch den Zusammenfluss der Venen und venösen Kapillaren sowohl des Epithelkörpers wie des Paraganglion caroticum. Der erstere, vielleicht aber auch das letztere besitzen überdies noch ihre eigenen Venen. Es besteht also keine Trennung zwischen dem arteriellen und venösen Gefässnetze des Paraganglion caroticum und des Epithelkörpers. Ich glaube aber, dass gelungene Injektionspräparate einen noch viel weitergehenden Zusammenhang aufdecken werden.

IV. Schlussbetrachtungen.

Nach all dem Gesagten ist demnach die Verbindung des Paraganglion caroticum vieler Vögel mit dem Epithelkörper jener des Paraganglion suprarenale mit der Nebenniere der Säugetiere sehr ähnlich, wenn auch nicht vollständig analog. Die Verbindung des chromaffinen Gewebes mit einem Epithelkörper in Gestalt zweier räumlich schärfer begrenzter Zellmassen zu einem einheitlichen Organ, findet sich in der Wirbeltierreihe nicht, wie bisher angenommen werden musste, zum erstenmal zwischen dem Paraganglion suprarenale und der Nebenniere der Säuger, sondern schon in ähnlicher Weise bei manchen Vögeln zwischen dem Paraganglion caroticum uud einem Epithelkörper. Diese organische Verknüpfung des Paraganglion caroticum mit dem Epithelkörper beschränkt sich aber nur auf eine gewisse Anzahl von Vögeln. Bei den anderen besitzt das Paraganglion caroticum eine verschieden weitgehende Unabhängigkeit vom Epithelkörper. Ich erinnere hier nur an die Befunde bei der Krähe und manchem Huhne. Hierher zu rechnen wäre auch eine alte Eule, ein Käuzchen, eine Taube und

das alte Würgerweibchen. Unwillkürlich wird man beim Studium der Serien durch das Paraganglion caroticum der Vögel an das Anfangs- und Endstadium in der phylogenetischen Entwicklung des Paraganglion suprarenale bei den Wirbeltieren erinnert. Wir wissen durch zahlreiche Untersuchungen, dass sich das Paraganglion suprarenale in den einzelnen Wirbeltierklassen entweder gar nicht (Fische) oder doch nur in sehr verschiedener Art mit der Nebenniere (Rinde) verbindet. Ich kann hier unmöglich auf die einschlägige Literatur eingehen, erstens weil dies nicht in den Bereich meiner Arbeit gehört, und zweitens weil Kohn in seinen diesbezüglichen Publikationen eine erschöpfende historische Zusammenstellung der betreffenden Arbeiten gegeben hat. Ich verweise daher auf seine verschiedenen Untersuchungen.

Auf Seite 4 und 5 seiner Arbeit „Über die Nebenniere“ (4) fasst Kohn in kurzen Sätzen und in übersichtlicher Weise die bekannten Tatsachen über die wechselseitige Verbindung des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere bei den Wirbeltieren zusammen. Ich will die betreffenden Stellen hier wörtlich anführen. Seite 4: „Ausser bei den Säugethieren ist eine eigentliche Markschichte in der Nebenniere der Wirbelthiere nicht mehr anzutreffen. Man spricht allerdings auch bei diesen häufig von Rinden- und Markzellen. Damit kann aber nicht mehr ausgedrückt werden, als dass auch in ihrer Nebenniere jene zwei differenten Zellarten sich finden, die bei den Säugern — und nur bei diesen — zwei getrennte Schichten, Rinde und Mark, aufbauen. Schon für die Nebenniere der Vögel ist eine Unterscheidung in eine periphere Rinden- und eine centrale Marksubstanz nicht mehr aufrecht zu erhalten. Die epitheliale Nebenniere wird hier von Strängen eines andersartigen Gewebes, das der Marksubstanz der Säugethiere analog ist, durchsetzt. Bei den Reptilien tritt der epitheliale Charakter des Organs noch deutlicher in den Vordergrund, wiewohl demselben immer noch ansehnliche Mengen von „Markzellen“ eingelagert sind. Kein Zweifel kann mehr obwalten, dass die Nebenniere der Amphibien einen Epithelkörper darstellt, in dem, einzeln oder in kleinen Gruppen, einige andersartige Zellen, sagen wir vorläufig noch immer „Markzellen“, angetroffen werden. Die Nebenniere der Fische endlich ist rein

epithelial, aus verzweigten, durch dünnwandige Blutgefässe getrennten Zellbalken zusammengesetzt, ohne dass noch eine zweite, den „Markzellen" der Säuger analoge Zellart an ihrem Aufbau mitbeteiligt wäre.

Es besteht also der Satz zu Recht, dass die Nebenniere aller Wirbelthiere als ein epitheliales Organ, als ein Epithelkörper aufzufassen ist. Dieses Organ enthält, von den Amphibien angefangen zu den Säugern aufsteigend, in zunehmender Menge andersartige, eigenthümliche Einlagerungen."

„Bei den Säugethieren ist diese secundäre Einlagerung so bedeutend, dass sie als eine besondere Schicht des Organs, als „Marksubstanz", beschrieben werden konnte."

Während also innerhalb der einzelnen Wirbeltierklassen eine strenge Gesetzmässigkeit in der Verbindung des Paraganglion suprarenale (Mark) mit der Nebenniere (Rinde) besteht, herrschen bei den Vögeln in bezug auf die Vereinigung des Paraganglion caroticum mit dem Epithelkörper und zwar nicht bloss bei den verschiedenen Arten, sondern auch bei den einzelnen Vögeln derselben Spezies, ja endlich sogar öfters bei demselben Vogel gewisse Differenzen. Das Paraganglion caroticum war bei den Krähen vom Epithelkörper stets räumlich getrennt; beim Huhn war dies auch der Fall, oder aber es verband sich das Paraganglion caroticum durch einen deutlichen Fortsatz seiner mächtigen bindegewebigen Kapsel mit dem Epithelkörper; das chromaffine Gewebe des Paraganglion caroticum blieb aber dabei ausserhalb des Epithelkörpers liegen. Beim Gimpel, Zeisig, Fink, Wasseramsel, Drossel und Kreuzschnabel macht die gegenseitige Verbindung des Paraganglion caroticum und des Epithelkörpers noch einen Schritt vorwärts, indem das erstere sich ganz oder teilweise im Innern des Epithelkörpers verbirgt und mit diesem organisch verbindet.

Es kann nun öfters vorkommen, dass bei demselben Vogel (Gimpel, Zeisig, Fink) auf einer Halsseite sowohl im kranialen als auch kaudalen Epithelkörper je ein Paraganglion caroticum liegt. Das kaudale Paraganglion caroticum besitzt manchmal (Wasseramsel, Drossel) eine gewisse Unabhängigkeit vom Epithelkörper und liegt ihm

dann in ähnlicher Weise wie bei den Krähen, der Taube etc. nur von aussen an.

Die beim Gimpel, Zeisig und Finken innerhalb des kranialen und kaudalen Epithelkörpers gelegenen zwei Paraganglien sind in gleicher Weise aus den farblosen chromaffinen Zellen zusammengesetzt und unterscheiden sich gewöhnlich nur durch ihre Grösse. Beim kaudalen Paraganglion fällt manchmal eine gewisse Armut an chromaffinen Zellen auf. Diese liegen dann nur vereinzelt im Bindegewebe uud den Nerven. Das Paraganglion besteht in diesen Fällen der Hauptsache nach nur aus sympathischen Nerven, zahlreichen Gefässen und einem reich entwickelten bindegewebigen, mit elastischen Fasern vermengten Stützgerüst. Anfänglich beirren einen diese Bilder, später aber lernt man im Vergleiche mit den Befunden bei anderen Vögeln ihre richtige Deutung. Wenn auch das kaudale Paraganglion caroticum viel weiter vom Stamme der Carotis com. als das kraniale Paraganglion liegt, so gelang es mir doch zweimal (Gimpel, Zeisig), nachzuweisen, dass die für das kaudale Paraganglion caroticum bestimmte Arterie entweder direkt aus der Carotis com. entsprang (Gimpel), oder aber einen Seitenzweig der zum kranialen Paraganglion caroticum hinziehenden Arterie bildete (Zeisig).

Der Aufbau, die Lage im Epithelkörper und die Herkunft seiner zuführenden Arterien sind sowohl beim kranialen wie beim kaudalen Paraganglion caroticum die gleichen. Ich glaube daher das Recht zu haben, beide Paraganglien als analog aufzufassen und als Paraganglia carotica zu bezeichnen. Einen weiteren Beweis für meine Auffassung lieferten die Präparate von der linken Halsseite eines alten Zeisigs. Der kaudale und kraniale Epithelkörper lagen hier zum Teil unmittelbar nebeneinander. Der kraniale Pol des kaudalen Epithelkörpers reichte ca. bis zur Mitte des kranialen Epithelkörpers. An diesem Punkt ragte das Paraganglion caroticum aus dem letzteren heraus. Die ausserhalb des Epithelkörpers gelegene Partie des Paraganglion caroticum bildete einen lappenförmigen Körper. Dieser senkte sich zum Teil in einen seichten, im kranialen Pole des kaudalen Epithelkörpers befindlichen Hilus ein. Es bildeten also hier die beiden mit dem kranialen und kaudalen Epithelkörper verbundenen, ungleich grossen Paraganglien nur verschiedene

Abschnitte eines einzigen grossen Paraganglion caroticum. Die für das kaudale Paraganglion bestimmte kleinere Arterie bildete einen Seitenast der für das kraniale Paraganglion bestimmten Hauptarterie. Diese selbst entsprang direkt aus der Carotis communis. Denkt man sich diese beiden Epithelkörper im Verlaufe der individuellen Entwicklung etwas weiter voneinander abgerückt, so würden dadurch Verhältnisse geschaffen, wie wir sie bei den anderen Gimpeln und Zeisigen gefunden haben.

Das Paraganglion caroticum besteht beim Vogel durchaus nicht immer aus einem einzigen nach aussen scharf begrenzten Körper. Es finden sich vielmehr öfters kleinere oder grössere Ansammlungen farbloser chromaffiner Zellen, die dem eigentlichen Paraganglion caroticum von aussen bloss anliegen oder durch spärliche bindegewebige oder Nervenfasern mit ihm verknüpft sind. In der Zusammensetzung des Paraganglion caroticum der einzelnen Vögel können ähnliche, wenn auch nicht so weitgehende Verschiedenheiten bestehen, wie Kohn sie für die Säugetiere genauer beschreibt. Kohn (7) unterscheidet „nach der gröberen Anordnung" — „vier verschiedene Typen". (Seite 94 und 95.)

„Der erste ist dadurch charakterisirt, dass das Organ als ein compactes, gegen die Umgebung glatt abgegrenztes Gebilde auftritt. Das Zwischengewebe durchdringt es in so feiner Vertheilung, dass der zellige Charakter überwiegend zum Ausdrucke kommt, wodurch es einen mehr gleichartigen, parenchymatösen Habitus gewinnt. Die Carotisdrüse der Katze bietet ein gutes Beispiel für das geschilderte Verhalten, für den compacten Typus des Organes.

In anderen Fällen gewinnt es ein ganz anderes Aussehen dadurch, dass das Zwischengewebe in viel grösserer Menge auftritt. Nach der Verschiedenheit seiner Anordnung resultiren zwei neue Typen. In dem einen Falle hat das Organ eine nierenförmige Gestalt. Am Hilus findet sich eine bedeutendere Anhäufung von Bindegewebe mit grösseren Gefässen und einzelnen Nervenbündeln. Von hier aus treten radienförmig stärkere Septa ins Innere, welche das Organ nach Art einer Drüse in Läppchen teilen, ohne für gewöhnlich ganz bis an die convexe Peripherie durchzugreifen. Die Läppchen selbst werden durch feinere Septa in kleinere Häufchen zerteilt.

Die Läppchenbildung finde ich besonders schön an der Carotisdrüse des Affen (Macacus rhesus) ausgeprägt.

Das Zwischengewebe kann aber auch so mächtig ausgebildet sein, dass das eigentliche specifische Gewebe der Carotisdrüse nur in Form einzelner, durch ansehnliche Mengen interstitiellen Gewebes völlig von einander getrennter Inselchen, einzelner Körner auftritt. Da diese um ihre Gefässe gruppirt sind, von denen mehrere nacheinander von einer grösseren zuführenden Arterie abgehen, so gewinnt die Anordnung Ähnlichkeit mit einer Traubenbildung, wie sie beim Fettgewebe vorkommt. Von diesem Körnertypus kann man an der Carotisdrüse des Menschen eine gute Anschauung gewinnen.

Noch weiter geht die Zerfällung bei einigen von mir untersuchten Nagethieren. Wenn man z. B. die Carotisdrüse des erwachsenen Kaninchens untersucht, so könnte man daran zweifeln, dass man es wirklich mit einem einheitlichen Organe, einem zusammengehörigen Ganzen, zu thun hat. Die typischen Zellen sind in kleinen, kugeligen Gruppen oder häufiger in schmalen, kurzen Strängen ziemlich unabhängig von einander im Zwischengewebe eingelagert. An einer Stelle dichter gehäuft, ragen die einzelnen Häufchen von diesem Centrum aus verschieden weit in das Nachbargewebe vor, ohne durch eine einheitliche Begrenzung zu einem besonderen abgeschlossenen Gebilde zusammengefasst zu werden. Diese diffuse Anordnung ist für die Carotisdrüse des Kaninchens recht charakteristisch."

„Allen diesen verschiedenen Typen gemeinsam ist nur die Anordnung in der letzten Einheit, in kleinen Häufchen, Gruppen oder Nestern. Diese selbst aber können in verschiedener Weise zum Gesamtkörper vereinigt sein."

Wiewohl das Paraganglion caroticum bei den einzelnen Vögeln ebenfalls infolge der wechselnden Anordnung des Stützgerüstes und auch des zelligen Parenchyms ein verschiedenes Aussehen besitzen kann, so war es mir dennoch unmöglich, den einzelnen Arten eigentümliche Bautypen aufzustellen. Die Art der Zusammensetzung des Paraganglion caroticum unterliegt hauptsächlich individuellen Schwankungen. Einige Beispiele, die ich hier zum Schlusse anführen möchte und die zum Teil schon Bekanntes wiederholen, sollen dies näher begründen. Bei einer alten Henne bestand die eine Hälfte des

innerhalb einer dicken bindegewebigen Kapsel gelegenen Paraganglion caroticum aus einzelnen durch breitere Brücken fibrillären Bindegewebes geschiedenen meist rundlichen Gruppen. Die zweite Hälfte des Paraganglion caroticum bildete eine mehr kompakte Zellmasse, die durch feinere Züge fibrillären Bindegewebes teilweise in Untergruppen zerfällt wurde. Wir sehen hier gewissermassen den kompakten und Körnertypus (Kohn) in einem einzigen Paraganglion caroticum vereint. Bei einer anderen Henne waren es wieder die elastischen Fasern, die in Form von mächtigen Balken das Paraganglion caroticum ganz unregelmässig zerfällten; das Bindegewebe war durch sie fast vollständig verdrängt. Bei dem Hahne und einer Henne bildete das ganze Paraganglion caroticum einen mehr einheitlichen Körper. Bei diesen zwei Vögeln kam der „mehr gleichartige parenchymatöse Habitus (Kohn)“ deutlich zum Ausdrucke.

Das innerhalb des Epithelkörpers gelegene Paraganglion caroticum (Gimpel, Zeisig) besass ebenfalls keine auffällige Zerklüftung durch stärkere Bindegewebszüge, sein „zelliger Charakter (Kohn)“ unterschied es z. B. von dem Paraganglion caroticum eines alten Kreuzschnabels, bei welchem das bindegewebige und elastische Stützgerüst in einer solchen Mächtigkeit entwickelt war, dass die chromaffinen Zellen nur ganz vereinzelt, oder selten zu kleinen Gruppen vereint, ganz diffus im Zwischengewebe verstreut waren. Bei der Wasseramsel dagegen besass das Paraganglion caroticum eine deutliche und schöne Zusammensetzung aus einzelnen Zellballen, die in derselben Weise wie bei der Krähe durch sympathische Nerven zu einem grossen Körper vereint waren. Diese Anordnung würde am ehesten dem Körnertypus (Kohn) entsprechen.

Das innerhalb des kaudalen Epithelkörpers gelegene Paraganglion besass nur der Gimpel und Zeisig. Bei der Wasseramsel und Drossel, deren kranialer Epithelkörper ein schön entwickeltes Paraganglion caroticum umschloss, lag bloss in der nächsten Nähe des kaudalen Epithelkörpers eine grössere (Drossel) oder kleinere (Wasseramsel) Anhäufung farbloser chromaffiner Zellen, welche denselben Aufbau wie das eigentliche Paraganglion caroticum besass. Fig. 13a, Taf. XXV, gibt das in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers befindliche Paraganglion wieder. In Fig. 13b, Taf. XXV, ist ein Zellballen

aus dem kranialen Paraganglion caroticum gezeichnet worden. Ein Vergleich beider Figuren miteinander und mit den Fig. 8, Taf. XXV und Fig. 3—5, Taf. XXIV, ergibt ohne weiteres die völlige Gleichheit aller dieser Zellen. Es ist nun die Entscheidung durchaus nicht so leicht, ob man diese ausserhalb des kaudalen Epithelkörpers gelegenen Paraganglien dem kaudalen Paraganglion caroticum des Gimpels und Zeisigs gleichzusetzen und daher als ein Paraganglion caroticum zu bezeichnen hat. An und für sich wäre ja die vollständige Loslösung vom Epithelkörper kein Grund dies nicht zu tun, denn es besitzen viele Vögel (Krähe, Huhn etc.) ein vom Epithelkörper getrenntes Paraganglion caroticum. Schwerer fällt nur hier der Umstand in die Wagschale, dass solche für sich liegenden Paraganglien noch an anderen Stellen des Halses und an den Vorhöfen bei allen Vögeln sich finden. Es geht doch nicht gut an, alle als Paraganglia carotica zu bezeichnen. Die auffallende Nahelagerung des kaudalen Paraganglion an den entsprechenden Epithelkörper bestimmt mich hier am meisten, es als ein zweites Paraganglion caroticum aufzufassen und es dem kaudalen Paraganglion caroticum des Gimpels und Zeisigs an die Seite zu stellen. Bei der Wasseramsel war noch insofern ein gewisser geweblicher Zusammenhang zwischen dem aussen liegenden Paraganglion und dem kaudalen Epithelkörper zu bemerken, als von den zahlreichen sympathischen Nerven, die das Paraganglion einhüllten, feine Ästchen direkt in den Hilus des Epithelkörpers einbogen. Dieser selbst enthielt ausserdem nur Bindegewebe und die Hauptarterie, aber keine farblosen chromaffinen Zellen. Ich gebe nun gerne zu, dass meine Auffassung hier ganz subjektiv ist; man muss erst noch weitere histologische und embryologische Untersuchungen abwarten, ehe man mit Sicherheit erkennen wird, ob bei vielen jener Vögel, die ein im kranialen Epithelkörper gelegenes Paraganglion caroticum besitzen, ein wenn auch kleineres Paraganglion (caroticum) in gesetzmässiger Weise bloss in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers liegt.

Die Befunde am Halse der Vögel liefern hiermit eine weitere Stütze für die unleugbare Affinität zwischen dem chromaffinen und epithelialen Gewebe, wie sie in der Phylogenie des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere bei den Wirbeltieren klar hervortritt. Die Vögel ver-

einen in der verschiedenen Art und Weise der Verbindung des Paraganglion caroticum mit dem Epithelkörper gewissermassen die Verhältnisse, wie wir sie bezüglich des Paraganglion suprarenale und der Nebenniere bei Fischen und Säugetieren, also bei den Anfangs- und Endgliedern der Wirbeltierreihe, getrennt vorfinden.

Die farblosen chromaffinen Zellen bilden, wie ich dies bei Beschreibung des Paraganglion caroticum der Krähe näher begründet habe, nur eine Unterart der chromaffinen Zellen und finden sich im ganzen sympathischen Nervensystem verbreitet. Alle von ihnen gebildeten Paraganglien sind daher einander gleichwertig. Einzelne erhalten nur durch ihre topische oder gewebliche Beziehung zu verschiedenen Nachbarorganen (Epithelkörper, Herz) eine gewisse Sonderstellung.

V. Tabellarische Zusammenstellung.

Zum Behufe einer vergleichenden Übersicht über die bei den einzelnen Vögeln erhobenen Befunde, lasse ich hier ganz zum Schlusse dieses Abschnittes die wichtigsten Ergebnisse in kurzen Sätzen folgen. Da die Krähen und Hühner bereits an anderer Stelle genau besprochen wurden, so enthält diese Zusammenstellung nur die anderen von mir untersuchten Vögel.

Einjähriger Zeisig A. ♂ (Fringillus spinus L.). Rechte Halsseite. Fixation in Müllerscher Flüssigkeit 9 : Formol 1 durch 4 Tage.

1. Drei Epithelkörper. Nur im kranialen ein Paraganglion caroticum. Seine Diameter betrugen: 0,12—0,2—0,2 mm.
2. Die für das Paraganglion caroticum bestimmte Arterie entsprang für sich direkt aus der Carotis communis.
3. Das grosse sympathische Halsganglion lag in der Nähe des am meisten kaudalwärts gerichteten Epithelkörpers. Keine Paraganglien in ihm.

Linke Halsseite. Dieselbe Fixation.

1. Zwei Epithelkörper, in beiden je ein Paraganglion caroticum. Ihre Diameter betrugen:
   a) Kraniales Paraganglion carot. 0,2—0,16—0,18 mm.
   b) Kaudales Paraganglion carot. 0,04—0,04—0,07 mm. Dieses bestand nur aus einem einzigen kugelrunden Zellballen.

2. Die Arterie entsprang direkt aus der Carotis communis.
3. Das sympathische Ganglion lag in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers, enthielt aber keine Paraganglien.

Einjähriger Zeisig B. ♂ (Fringillus spinus L.). Rechte Halsseite. Fixation in Müller 9 : Formol 1. — 9 Tage.

1. Zwei Epithelkörper, in beiden je ein Paraganglion caroticum.
   a) Kraniales Paraganglion carot. 0,14—0,16—0,18 mm.
   b) Kaudales Paraganglion carot. 0,1—0,1—0,12 mm.
2. Die für das kraniale Paraganglion caroticum bestimmte Arterie bildete einen Teilast einer grösseren aus der Carotis communis abstammenden Arterie. Diese war für die Thyreoidea bestimmt.

Linke Halsseite. Fixation in konzentrierter Sublimat-Kochsalzlösung — 24 Stunden.

1. Zwei Epithelkörper, beide lagen dicht nebeneinander. In beiden Epithelkörpern je ein Paraganglion caroticum. Beide bilden nur verschiedene Abschnitte eines einzigen grossen Paraganglion caroticum.
   Kraniales Paraganglion: 0,25—0,24—0,2 mm.
   Kaudales Paraganglion: 0,07—0,1—0,22 mm.
2. Die für das kraniale Paraganglion caroticum bestimmte Arterie ging direkt von der Carotis communis ab, jene für das kaudale Paraganglion bestimmte dagegen bildete einen kleineren Seitenast der Hauptarterie des kranialen Paraganglion.
3. Das grosse sympathische Ganglion lag in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers, keine Paraganglien in ihm.

Einjähriger Gimpel A. ♀ **(Pyrrhula europaea)**. Rechte Halsseite. Fixation in konzentriertem Sublimat-Kochsalz — 7 Stunden.

1. Drei Epithelkörper. Im mittleren und kranialen je ein Paraganglion caroticum.
   Kraniales Paraganglion: 0,14—0,12—0,1 mm.
   Kaudales Paraganglion: 0,12—0,16—0,23 mm.
   Der mittlere Epithelkörper lag der Thyreoidea unmittelbar an. Der am meisten kranialwärts reichende und der kaudale Epithelkörper waren weit voneinander

entfernt, doch lagen sie zur Hälfte ihrer Länge in gleicher Höhe am Halse.

2. Die für beide Paraganglia carotica bestimmten Arterien entsprangen an verschiedenen Stellen direkt aus der Carotis communis.
3. Das grosse sympathische Ganglion lag unmittelbar neben dem kranialen Epithelkörper, aus ihm zogen zahlreiche Nerven ins kraniale Paraganglion caroticum. Das Ganglion und der kraniale Epithelkörper wurden durch den Stamm der Vena jugularis von der Carotis communis geschieden. Im Ganglion keine Paraganglien.

Linke Halsseite. Fixation Zenkersche Flüssigkeit 100 : Eisessig 5 — 3 Tage.

1. Zwei Epithelkörper, in beiden je ein Paraganglion caroticum.
   Kraniales Paraganglion: 0,12—0,16—0,18 mm.
   Kaudales Paraganglion: 0,12—0,16—0,1 mm.
2. Von der Carotis communis ging eine grössere Arterie ab, die wohl bis zum kranialen Paraganglion caroticum aber nicht in dieses hineingelangte. Sie zog vielmehr an seiner Peripherie weiter, um schliesslich mit einem Zweige im postbranchialen Körper, mit dem anderen in der Thyreoidea zu endigen. Während ihres tangentialen Verlaufes längs des Paraganglion caroticum gingen von der grossen Arterie zwei kleinere Seitenzweige ab, welche in das Innere des Paraganglion caroticum zogen. Die für das kaudale Paraganglion caroticum bestimmte Arterie konnte nicht bis zu ihrem Ursprunge verfolgt werden.
3. Das sympathische Ganglion lag in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers und enthielt keine Paraganglien.

Altes Gimpelweibchen ♀ B. (Pyrrhula europaea). Rechte Halsseite. Fixation in konzentrierter Sublimat-Kochsalzlösung — 24 Stunden.

1. Zwei Epithelkörper, in beiden je ein Paraganglion caroticum.
   Kraniales Paraganglion: 0,12—0,2—0,2 mm.
   Kaudales Paraganglion: 0,18—0,2—0,2 mm.
2. Eine ungeteilte grössere Arterie ging von der Carotis communis ab. Erstere spaltete sich später in die für das

kraniale Paraganglion caroticum und die für die Thyreoidea bestimmte Arterie. Die zum kaudalen Paraganglion caroticum hinziehende Arterie entsprang für sich direkt aus der Carotis communis.

3. Das grosse sympathische Ganglion lag in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers. Zahlreiche Nerven zogen aus ihm in beide Paraganglia carotica. Das Ganglion enthielt keine Paraganglien.

Linke Halsseite. Fixation in 3% Kaliumbichromat 100 + 8 ccm Eisessig — 4 Tage.

1. Ein einziger grosser, aus zwei kleineren miteinander verschmolzenen Epithelkörpern zusammengesetzter Epithelkörper. An zwei Stellen des grossen Epithelkörpers je ein Paraganglion caroticum.

   Kraniales Paraganglion: 0,12 – 0,15 – 0,21 mm.

   Kaudales Paraganglion: 0,16 — 0,16 — 0,12 mm.

2. Die für das kraniale Paraganglion caroticum bestimmte Arterie entsprang direkt aus der Carotis communis. Ein Stück weit von ihr ging aus der Carotis die für die Thyreoidea bestimmte Arterie ab. Die Arterie des kaudalen Paraganglion caroticum bildete einen Seitenzweig der Arterie des kranialen Paraganglion.

3. Das grosse sympathische Ganglion lag nur in der Nähe des kaudalen Paraganglion caroticum. Es enthielt keine Paraganglien.

Alter Kreuzschnabel ♀ A. (Loxia curvirostra). Rechte Halsseite. Fixation in 3% Kaliumbichromat — 5 Tage.

1. Drei Epithelkörper. Nur im kranialen ein Paraganglion caroticum. Wegen der starken Schrumpfung der Gewebe gebe ich hier keine Maße an.

2. Die Arterie des Paraganglion caroticum ging direkt aus der Carotis communis ab.

3. Das sympathische Ganglion lag etwas weiter kranialwärts als der kaudale Epithelkörper, mehr in der Nähe des kranialen Epithelkörpers; es enthielt keine farblosen chromaffinen Zellen.

Linke Halsseite. Dieselbe Fixation.

1. Zwei Epithelkörper. Nur im kranialen ein Paraganglion caroticum. Der kraniale Epithelkörper überragt die Thyreoidea kopfwärts noch um ein gutes Stück.
2. Die für das Paraganglion caroticum bestimmte Arterie entsprang direkt aus der Carotis communis.
3. Das grosse sympathische Ganglion lag in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers: es enthielt keine Paraganglien.

Alter Kreuzschnabel ♂ B. (Loxia curvirostra). Linke Halsseite. Fixation in 3% Kaliumbichromat 100 : Eisessig 5 — mehrere Tage.

1. Nur ein Epithelkörper an der Thyreoidea. In ersterem ein Paraganglion caroticum. Seine Diameter: 0,22 bis 0,26—0,26 mm.
2. Die Arterie des Paraganglion caroticum bildete einen schwächeren Seitenast einer grösseren zur Thyreoidea gehörigen Arterie. Letztere entsprang direkt aus der Carotis communis.
3. Das grosse sympathische Ganglion befand sich in der Nähe des Epithelkörpers und enthielt keine chromaffinen Zellen.

Alter Kreuzschnabel ♂ C. (Loxia curvirostra). Linke Halsseite. Fixation in Müller 9 : Formol 1 — einige Tage.

Zwei Epithelkörper. Nur in einem ein Paraganglion caroticum. Dieses besass einen ausgesprochen balligen Aufbau und einen kolossalen Reichtum an elastischen Fasern. Weil die einzelnen Schnitte nach verschiedenen Methoden behandelt wurden und mancher dabei verloren ging, so gebe ich hier keine weiteren Details an.

Einjährige Steineule ♂ (Athene noctua). Rechte Halsseite. Fixation in Zenker 80 : Eisessig 4 — 5 Tage.

1. Zwei Epithelkörper. Das Paraganglion caroticum lag bloss in der Nähe des kranialen Epithelkörpers. Dieser besass einen nur schwach angedeuteten Hilus. In diesen setzten sich spärliche Bindegewebsfasern der Kapsel des Paraganglion caroticum fort. Die Diameter des letzteren betrugen 0,32—0,42—0,28 mm.
2. Die Arterie fürs Paraganglion caroticum entsprang direkt aus der Carotis communis.

3. Das grosse sympathische Ganglion befand sich bloss in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers und reichte nicht bis zum kranialen hinauf. Es enthielt keine chromaffinen Zellen.

Linke Halsseite. Fixation in Müller 9 : Formol 1 — 6 Tage.

1. Zwei Epithelkörper. Bloss ein Paraganglion caroticum. Dieses lag nur in der Nähe des kranialen Epithelkörpers. Paraganglion caroticum: 0,28—0,31—0,4 mm.
2. Die Arterie des Paraganglion caroticum entsprang direkt aus der Carotis communis.
3. Das grosse sympathische Ganglion reichte vom kaudalen bis zum kranialen Epithelkörper und enthielt keine Paraganglien.

3 Wochen alte Taube ♀ (Columba l. domestica). Linke Halsseite. Fixation: 3% Kaliumbichromat 9: Formol 1 — 5 Tage.

1. Zwei Epithelkörper. Das Paraganglion caroticum lag nur an der Aussenseite des kranialen Epithelkörpers. Es legte sich der Wand der Carotis communis in breiter Ausdehnung an. Seine Diameter betrugen: 0,32—0,52 bis 0,75 mm.
2. Die Hauptarterie des Paraganglion caroticum entsprang direkt aus der Carotis communis.
3. Das grosse sympathische Ganglion lag bloss in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers. Es reichte nicht bis in die Höhe des kranialen und enthielt auch keine chromaffinen Zellen.

3 Wochen alte Wasseramsel (Cinclus aquaticus Brehm). Linke Halsseite. Fixation in Müller 9: Formol 1 — 6 Tage.

1. Zwei Epithelkörper. Im kranialen ein grosses Paraganglion caroticum. In der unmittelbaren Nähe des kaudalen ein kleiner kugeliger Ballen farbloser chromaffiner Zellen.

   Kraniales Paraganglion: 0,2—0,3—0,32 mm.
   Kaudales Paraganglion: 0,06—0,08—0,1 mm.

2. Die Arterie des kranialen Paraganglion caroticum ging direkt von der Carotis communis ab.

3. Das grosse sympathische Ganglion reichte vom kaudalen Epithelkörper angefangen noch weiter kranialwärts als der kraniale Epithelkörper selbst. Es enthielt keine chromaffinen Zellen.

Altes Finkenmännchen ♂ (**Fringilla coelebs**). Rechte Halsseite. Fixation in Müller 9 : Formol 1 — 7 Tage.

1. Drei Epithelkörper. Der kaudale ist durch die Vena jugularis und die Carotis communis vom kranialen Epithelkörper getrennt, doch reicht der erstere bis zur Hälfte des kranialen Epithelkörpers kopfwärts hinauf. In der Nähe des kaudalen Epithelkörpers lag noch ein kleiner dritter Epithelkörper. Sowohl im kaudalen als im kranialen Epithelkörper fand sich je ein Paraganglion caroticum.

   Kraniales Paraganglion: 0,12—0,2—0,17 mm. Seine Arterie kam direkt aus der Carotis communis.

   Das kaudale Paraganglion besass im Gegensatze zu allen anderen Paraganglia carotica der übrigen Vögel und auch zu dem kranialen Paraganglion caroticum desselben Finken einen ganz besonderen Habitus. Es bestand nämlich aus mehreren nur ganz lose aneinander gereihten Zellgruppen, die in Gestalt von Ballen oder aber strangähnlichen Bildungen ganz unregelmässig zwischen den Zellsträngen des Epithelkörpers gelagert waren. In diesem einzigen Falle bildete das Paraganglion caroticum keinen für sich mehr minder scharf begrenzten Körper. Sein Gewebe war in ähnlicher Weise wie beim Paraganglion suprarenale nach allen Richtungen in den Epithelkörper vorgeschoben.

2. Das grosse sympathische Ganglion enthielt keine chromaffinen Zellen.

Blinde Nestdrossel (**Turdus musicus**). Rechte Halsseite. Fixation in Zenker 100 : Eisessig 5 — 7 Tage.

1. Zwei Epithelkörper. Im kranialen das Paraganglion caroticum. Seine Diameter betrugen: 0,29 0,2—0,2 mm. Vor dem kaudalen Epithelkörper, mit diesem aber in keinem geweblichen Zusammenhange, lag ein kleines mit sympathischen Nerven verbundenes Paraganglion.

2. Die für das kraniale Paraganglion caroticum bestimmte Arterie konnte nicht mit Sicherheit bis zur Carotis communis verfolgt werden.
3. Das grosse sympathische Ganglion reichte vom kaudalen bis über den kranialen Epithelkörper kopfwärts hinauf, es enthielt keine chromaffinen Zellen.

Linke Halsseite. Fixation in Müller 9: Formol 1 — 7 Tage.

1. Zwei Epithelkörper. Im kranialen das Paraganglion caroticum. Deutliche Zusammensetzung aus einzelnen Zellballen. Die Diameter des Paraganglion caroticum betrugen: 0,25—0,24—0,2 mm.

   In der Nähe des kaudalen Epithelkörpers, im Zusammenhange mit sympathischen Nerven ein kaudales Paraganglion caroticum; seine Diameter: 0,08—0,12 —0,02 mm.
2. Die Arterie des kranialen Paraganglion caroticum kam direkt aus der Carotis communis.
3. Das sympathische Ganglion lag nur in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers und enthielt keine chromaffinen Zellen.

Altes Würgerweibchen ♀ (Lanius collurio). Rechte Halsseite. Fixation: Sublimat-Kochsalzlösung — 24 Stunden.

1. Zwei Epithelkörper. Das Paraganglion caroticum lag diesmal in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers, war aber mit diesem nicht geweblich verbunden. Seine Diameter: 0,18—0,16—0,2 mm.
2. Die Gefässversorgung war nicht mit Sicherheit festzustellen.
3. Das sympathische Ganglion lag in der Nähe des kranialen Epithelkörpers und enthielt keine chromaffinen Zellen.

Linke Halsseite. Fixation in Müller 9: Formol 1 — 6 Tage.

1. Zwei Epithelkörper. Beide in ziemlich gleicher Höhe am Halse. Verbunden werden sie durch den zwischen sie eingeschobenen postbranchialen Körper. Dieser trat hier ausnahmsweise nicht in Form mehr lose aneinander gereihter Gruppen auf, sondern bildete einen mehr kompakten schärfer umgrenzten Zellkomplex. Das

Paraganglion caroticum war ganz in ihm vergraben und fast an seiner ganzen Peripherie vom postbranchialen Körper umgeben. Vom kranialen Epithelkörper war das Paraganglion caroticum auf diese Weise vollständig geschieden. Seine Diameter betrugen: 0,2 bis 0,2—0,14 mm.

2. Von der Carotis communis ging eine sehr grosse Arterie ab, von dieser eine kleinere und erst von letzterer eine dritte Arterie, die sich in einen für den postbranchialen Körper und einen für das Paraganglion caroticum bestimmten Ast teilte.
3. Das sympathische Ganglion lag in der Nähe der Epithelkörper, enthielt aber keine chromaffinen Zellen.

VI. Zusammenfassung der wichtigsten Befunde.

1. Das Paraganglion caroticum kommt allen Vögeln auf beiden Halsseiten ausnahmslos zu. Meist bildet es auf jeder Halsseite nur ein einziges, manchmal aber auch zwei voneinander getrennte Organe (Gimpel, Zeisig, Wasseramsel, Fink, Drossel). Bei allen Vögeln, welche bloss ein einziges Paraganglion caroticum besitzen, lag es entweder bloss in der Nähe des kranialen Epithelkörpers oder aber mehr minder tief im Innern des letzteren. Es kann aber ausnahmsweise bloss dem kaudalen Epithelkörper angeschlossen sein (1 Krähe, 1 Henne, 1 Würger).
2. Bei manchen Vögeln (Gimpel, Zeisig, Fink) ist das Paraganglion caroticum auf einer oder auf beiden Halsseiten doppelt, d. h. analog gebaute und fast gleich grosse Paraganglien finden sich sowohl im Innern des kranialen als auch des kaudalen Epithelkörpers.
3. Sind drei Epithelkörper auf einer Seite vorhanden, so kommt es vor, dass sowohl der kraniale, als auch der ihm zunächst liegende mittlere je ein Paraganglion in seinem Innern birgt, der am meisten kaudalwärts vorgeschobene dagegen keines enthält.
4. Das Paraganglion caroticum verbindet sich bei den einzelnen Vögeln in einer sehr verschiedenen Art und Weise mit dem Epithelkörper. Häufig liegt es bloss in

seiner Nähe, dann wieder versenkt es sich mehr minder tief in den Epithelkörper. Die Verbindung des Paraganglion caroticum mit dem letzteren ist dann eine organische, wie zwischen dem Paraganglion suprarenale und der Nebenniere.

5. Dem Paraganglion caroticum analoge Anhäufungen der farbblosen chromaffinen Zellen durchsetzten einmal bei einer jungen Nestkrähe auf beiden Halsseiten die Wand der Carotis com. ihrer ganzen Dicke nach. Es bestand kein geweblicher Zusammenhang zwischen diesen Zellgruppen und dem eigentlichen Paraganglion caroticum.
6. In der Nähe des kaudalen oder aber des kranialen Epithelkörpers liegt stets ein grosses sympathisches Ganglion, das zahlreiche Nerven in das Innere des Paraganglion caroticum entsendet. Das Ganglion enthielt besonders bei den Krähen, dann aber auch bei manchem Huhn verschieden viele Gruppen farbloser chromaffiner Zellen. Bei den andern Vögeln fehlten die letzteren im Innern des Ganglion.
7. Das Paraganglion caroticum aller Vögel bestand dem Wesen nach aus einer besonders grossen Anhäufung farbloser chromaffiner Zellen und sympathischer Nerven. Die Paraganglia carotica vieler Vögel enthielten aber nebenbei noch in verschiedener Menge bindegewebige und elastische Fasern, die manchmal auffallend zahlreich waren.
8. Das histologische Bild des Paraganglion caroticum zeigt bei den einzelnen Vögeln insofern gewisse Verschiedenheiten, als es entweder eine mehr einheitliche Zellansammlung bildet, oder aber durch die Nerven, bindegewebigen oder elastischen Fasern mehr in einzelne Zellgruppen zerfällt wird.
9. Die einzelnen chromaffinen Zellen des Paraganglion caroticum liegen entweder in separaten bindegewebigen Maschen und Körben oder aber vereinigen sich zu kleineren und grösseren Gruppen. Die einzelnen Zellen liegen dabei entweder epithelartig nebeneinander oder aber bilden eine einheitliche Protoplasmamasse, in welche

die einzelnen Kerne eingelagert sind. In allen den letzteren Fällen müssen wir von einer syncytialen Anordnung der Zellen oder besser gesagt von einem kernhaltigen Syncytium reden, da es unentschieden bleiben muss, ob es sich um eine Verschmelzung schon selbständig gewesener Zellen oder nur um eine unvollständige oder vollkommen unterbliebene Zerfällung einer ursprünglich einheitlichen Protoplasmamasse in einzelne Zellen handelt. Aber auch jene Zellen, die in separaten bindegewebigen Maschen und Körben liegen, vereinigen sich stellenweise innerhalb der Lücken der perizellulären Gitter. Bei einer einzigen jungen, noch blinden Nestkrähe fand ich wiederholt Teilungsfiguren (Mutter- und Tochtersterne) in einzelnen chromaffinen Zellen.

10. Die für das Paraganglion caroticum bestimmte Arterie entsprang entweder direkt aus der Carotis com. oder aber bildete nur einen Teilast eines grösseren Arterienstämmchens, das seinerseits aus der Carotis com. herkam und sich mit weiteren Fortsetzungen im postbranchialen Körper und der Thyreoidea verästelte. Manchmal besitzt das Paraganglion caroticum zwei zuführende Arterien.

11. Die Adventitia der zum Paraganglion caroticum gehörigen Arterie ist öfters vom Abgange der letzteren aus der Carotis com. bis zu ihrem Eintritt ins Paraganglion caroticum von verschieden grossen Gruppen farbloser chromaffiner Zellen durchsetzt.

12. Die farblosen chromaffinen Zellen nehmen infolge ihres besonderen Verhaltens unter den chromaffinen Zellen eine Ausnahmestellung ein und bilden für sich eine eigene Unterart.

13. Es finden sich an verschiedenen Stellen der Vorhöfe und von da angefangen bis zum Paraganglion caroticum hinauf und nur ganz ausnahmsweise noch über dieses weiter kranialwärts bei allen Vögeln ohne Ausnahme verschieden grosse Anhäufungen der farblosen chromaffinen Zellen. Besonders an den Vorhöfen können sie öfters an Grösse dem Paraganglion caroticum fast gleich kommen. Überall stehen diese Gruppen in einem innigen und geweblichen Zusammenhange mit sympathischen Nerven. Aus-

nahmsweise fand ich die farblosen chromaffinen Zellen auch in einzelnen Brustgrenzstrangganglien, im Halsgrenzstrange einer jungen Nestdrossel, ferner in verschiedenen abdominalen sympathischen Nerven bei einer jungen Nestkrähe und einem alten Kreuzschnabel, sowie in gehäufter Menge im Paraganglion suprarenale des letzteren.

7. Sämtliche Fundstätten der übrigen Paraganglien, die entweder mit dem sympathischen Nervensystem geweblich verknüpft oder aber von ihm losgelöst sind.

I. Die Grenzstränge und die peripheren Abschnitte des sympathischen Nervensystems.

Sämtliche Paraganglien aller untersuchten Vögel zeigen in bezug auf ihr allgemeines Vorkommen und ihren Aufbau im wesentlichen ganz genau dieselben Verhältnisse. Ich kann daher eine übersichtlich gehaltene Beschreibung geben und werde nur eventuell vorkommende Differenzen näher erwähnen. Solche finden sich in derselben Weise bei Vögeln gleicher als auch verschiedener Spezies und ebenso auch bei ein und demselben Vogel an verschiedenen Stellen im Körper.

Die Zahl, Anordnung und das Aussehen der chromaffinen Zellen, ferner die Verteilung des Bindegewebes oder aber die Lagebeziehung des chromaffinen Gewebes zu den Blutgefässen spielen hier eine bestimmende Rolle. Dennoch lehrt aber ein Vergleich aller bei den einzelnen Vögeln vorkommenden Paraganglien, dass eine Anzahl von Grundtypen immer wiederkehrt. Vor allem will ich mich nun der Besprechung der Lage und des Vorkommens der chromaffinen Zellen in dem Grenzstrang und den peripheren sympathischen Ganglien und Nerven zuwenden. Es würde nun ermüdend und verwirrend sein, wollte ich die Beschreibung aller einzelnen Ganglien wiedergeben, wie sie in meinem Arbeitsjournal aufgezeichnet ist. Einige Zeichnungen mögen in den folgenden Zeilen zur Bekräftigung meiner Befunde dienen.

Eine verschiedene Anzahl von Ganglien aller Abschnitte des Grenzstranges enthält bei den daraufhin untersuchten Vögeln in wechselnder Menge und Anordnung gelbe chromaffine Zellen. Bei jungen Vögeln sind sie im Vergleiche zu alten absolut viel

zahlreicher. Ganz abgesehen vom Alter zeigt die Verteilung der chromaffinen Zellen und ihrer Gruppen in den einzelnen Abschnitten der Grenzstränge insofern eine gewisse Gesetzmässigkeit, als sich die meisten chromaffinen Zellen im Abdomen, viel weniger dagegen im Thorax und am Halse finden.

Sowohl am Halse, als im Thorax und im Abdomen wird man nun öfters bei manchen Vögeln in verschiedener Menge Ganglien finden, in welchen man gar keine einzige chromaffine Zelle zu Gesichte bekommt. Andere Ganglien wieder erweisen sich von einer grossen Menge von chromaffinen Zellen durchsetzt. Inbezug auf die Menge und Verteilung des chromaffinen Gewebes innerhalb der Grenzstrangganglien herrschen oft ganz individuelle und unberechenbare Schwankungen. Als ein Beispiel dafür sei folgendes angeführt. Während z. B. die Ganglien der abdominalen Grenzstränge bei drei von den fünf blinden Nestkrähen ausnahmslos gelbe chromaffine Zellen in reicher Menge enthielten, fand ich bei der vierten Krähe desselben Geleges in mehreren von ihnen nicht eine einzige chromaffine Zelle. Auch die Grösse der Paraganglien stand bei dieser vierten Krähe hinter jener bei den drei ersten Krähen merklich zurück. Im Vergleiche zu dieser vierten Krähe war der Gehalt der abdominalen Grenzstrangganglien an chromaffinen Zellen bei den Vögeln der übrigen Spezies wesentlich grösser. Ähnliche individuelle Verschiedenheiten in der Verteilung des chromaffinen Gewebes scheinen auch innerhalb der Hals- und Brustgrenzstrangganglien zu herrschen.

Zur übersichtlichen Darstellung der Verbreitung des chromaffinen Gewebes in den sympathischen Ganglien wähle ich ein grosses Ganglion aus dem Plexus solaris einer jungen Nestkrähe (Fig. 21, Taf. XXVI). Ich kann dies mit umso grösserer Berechtigung tun, als die Verteilung der chromaffinen Zellen sowohl in den Grenzstrang- als Plexusganglien nach demselben Typus erfolgt. Ich liess die Hälfte dieses grossen Ganglion auch aus folgendem Grunde zeichnen. Die einschlägigen Verhältnisse lassen sich hier in einem einzigen Schnitte leicht demonstrieren. Wenngleich auch die Grenzstrangganglien zahlreiche chromaffine Zellen enthalten, so fand ich, und dies gilt in erster Linie für die Ganglien am Halse und im Thorax, niemals so viele chromaffine Zellen und von ihnen zusammengesetzte

Gruppen in einem Schnitte beisammen, wie bei dem gezeichneten Ganglion. Man müsste also zur übersichtlichen Darstellung ein aus verschiedenen Schnitten zusammengesetztes Bild geben. Diesem Umstande wollte ich aus dem Wege gehen, um eventuelle Ungenauigkeiten zu vermeiden, die sich bei Kombinierung der Zeichnung hätten ergeben können. Aus der Zeichnung lässt sich nun mit Leichtigkeit folgendes erkennen.

Das Ganglion ist nur zur Hälfte aufgenommen. Seine untere Spitze und die rechte und linke Seite stellen zugleich die äusseren Konturen des Ganglion dar. An diesen Stellen ist auch die bindegewebige Kapsel (bdg.) schön entwickelt. Die obere quere, punktierte Linie gibt die Halbierungsrichtung durch das Ganglion an.

Die Anhäufungen des chromaffinen Gewebes durchsetzen hier das ganze Innere des Ganglion mehr minder unregelmässig. Das Paraganglion (pg^1) liegt in seiner äussersten Peripherie. Es besteht aus einer grossen und kleinen Gruppe, die durch eine schmale brückenförmige Lage von chromaffinen Zellen mit einander verbunden sind. Die folgenden Serienschnitte zeigen, dass durch eine allmähliche Häufung der chromaffinen Zellen in beiden Gruppen das Paraganglion mächtig anschwillt und schliesslich eine Gesamtausdehnung gewinnt, die durch die zwei Kreuze (××) angegeben ist. Es liegt dabei fortwährend in der äussersten Peripherie des Ganglion, dicht unter seiner bindegewebigen Kapsel (bdg.). Endlich aber wird es an einer Stelle besonders gross, durchbricht die bindegewebige Hülle des Ganglion und ragt aus diesem zum Teil heraus. Mittlerweile ist sein ganz im Ganglion gelegener Anfang vollständig geschwunden und wir erhalten in den letzten Serienschnitten nur das Bild eines dem Ganglion ausschliesslich von aussen anliegenden Paraganglion. Tatsächlich sendet dieses aber, wie aus den früheren Schnitten hervorgeht, einen weitaus grösseren Fortsatz in das Innere des Ganglion. Es kann aber auch umgekehrt der Fall sein, dass sich die Paraganglien nur mit einem kleinen Teil in das Ganglion einsenken und mit dem grösseren aus ihm hervorragen. Das Paraganglion ($pg.^1$) stösst nur mit einer Seite an die bindegewebige Kapsel des Ganglion und ist in dem gezeichneten Schnitte ganz in dieses vergraben. Kleinere Paraganglien findet man öfters ausserhalb des Ganglion zwischen ihm und seiner binde-

gewebigen Kapsel, die an solchen Stellen eine leichte Abhebung, d. h. Vorwölbung zeigen kann. Die Paraganglien pg.[2] und pg.[3] liegen mehr im Innern des Ganglion, ebenso die anderen Gruppen und vereinzelten chromaffinen Zellen (chrz.).

Es ist nun häufig der Fall, dass entweder sämtliche oder wenigstens die weitaus grösste Mehrzahl aller in einem Ganglion enthaltenen Paraganglien sich in der Peripherie des ersteren, wie pg.[1] finden und das Innere der Ganglien ganz frei von chromaffinen Zellen bleibt. Im Thorax und am Halse bleiben die Paraganglien in den Grenzstrangganglien fast ausnahmslos ganz im Ganglion versenkt, nur selten liegen sie letzteren von aussen an. In den Ganglien der abdominalen Grenzstränge dagegen, sowie in den verschiedenen Ganglien der peripheren abdominalen Plexus zeigen die Paraganglien oft das oben beschriebene Bestreben aus dem Ganglion herauszutreten.

Ähnliche Verhältnisse findet man bei den verschiedensten peripheren sympathischen Nerven im Abdomen. Auch hier liegen die Gruppen chromaffiner Zellen entweder ganz im Innern der Nervenstämmchen, allseitig von den Nervenfasern umsponnen, oder aber mehr in der Peripherie der Nerven. Stellenweise sind die Paraganglien, gerade so wie bei den Ganglien, in die äusserste Peripherie der Nerven eingesenkt.

Ganz abgesehen von diesen mit dem sympathischen Nervensystem mehr minder organisch verbundenen Paraganglien, trifft man im Abdomen aller Vögel grössere oder kleinere Gruppen chromaffiner Zellen an, welche den sympathischen Ganglien und Nerven ausschliesslich von aussen anliegen und keinen Fortsatz in diese hineinsenden.

Kehren wir nun zur Beschreibung des Präparates zurück. Das Paraganglion (pg.[2]) hüllt im Verlaufe der Serie mächtig anwachsend eine kleine Arterie (art.) vollständig ein. Der Querschnitt dieser Arterie liegt rechts unmittelbar unter dem Paraganglion, ihre Fortsetzung (art.[1]) rechts oben. An seiner oberen Peripherie ist das Paraganglion von einer Kapillare (kpl.) umkreist. Diese Lagebeziehung des Paraganglion pg.[2] zum Blutgefässsystem führt uns zu ihrer genaueren Besprechung.

Die weitaus überwiegende Mehrzahl aller in den verschiedensten Ganglien und Nerven befindlichen Anhäufungen chromaffinen Gewebes, aber auch ebenso die vereinzelten chrom-

affinen Zellen liegen entweder unmittelbar an Arterien oder Kapillaren, oder doch wenigstens in ihrer Nähe. Als ein Beispiel dafür diene auch Fig. 18, Taf. XXVI. Sie stellt ein kleineres Paraganglion aus einem Brustgrenzstrangganglion einer jungen Nestdrossel dar. Eine Kapillare (kpl.), deren Endothelkerne (end. kr.) sich scharf abheben, und die auch zwei rote Blutkörperchen (erythr.) enthält, zieht in das Innere dieses Paraganglion und teilt sich dort. Die chromaffinen Zellen liegen der dünnen Kapillarwand unmittelbar an. Da dieses Präparat nicht mit spezifischen Bindegewebsfarbstoffen tingiert wurde, muss ich es unentschieden lassen, ob sich nicht doch allerfeinste bindegewebige Fäserchen zwischen die Gefässwand und das chromaffine Gewebe einschoben. Das Studium dieser Serie zeigte nun, dass das Paraganglion einen rundlich-ovalen Körper bildete, der die Kapillare und ihre Teiläste allseitig umschloss. Das Paraganglion sass an der Kapillare wie eine Beere an ihrem Stiel. Nicht immer hüllen die Gruppen chromaffiner Zellen die Kapillaren so vollständig wie hier ein, sie liegen oft nur an einer Seite der letzteren. Dabei können sie eine dreieckige Gestalt besitzen und schmiegen sich dann mit der einen Seite des Dreieckes an die Kapillarwand.

Eine ähnliche oder gleiche, auffällige Lagebeziehung der innerhalb des Sympathicus befindlichen chromaffinen Zellen zu Venen konnte ich im Gegensatze zu jener in bezug auf kleinere Arterien und Kapillaren nur sehr selten nachweisen. Anders verhält sich dies bei den vom sympathischen Nervensystem isolierten Paraganglien. Bei der Besprechung dieser wird dies Verhalten Berücksichtigung erfahren.

Im Gegensatze zu allen denjenigen Paraganglien, die den Arterien und Kapillaren unmittelbar anliegen, stehen die Gesamtheit jener Gruppen chromaffiner Zellen und alle jene einzelnen chromaffinen Zellen, die bloss in der Nähe von den Gefässen sich finden, ohne mit diesen in irgend einen geweblichen Zusammenhang zu treten.

Oftmals finden sich die chromaffinen Zellen ohne erkennbare Anordnung im ganzen Ganglion verstreut, wobei sie öfters den Ganglienzellen unmittelbar von aussen, ich möchte sagen, kappenförmig aufsitzen.

Ein häufiger Fundort von Paraganglien ist die Eintritts-

stelle sympathischer Nerven in die verschiedensten Ganglien. Die Gruppen chromaffiner Zellen liegen dabei entweder noch im Nerven selbst, oder aber schon im Ganglion an seiner Verbindungsstelle mit dem Nervenstämmchen. Diese topographische Lage der Paraganglien findet sich in derselben Weise bei den Grenzstrang- und auch Plexusganglien. Die Fig. 17, Taf. XXVI, illustriert die betreffenden Verhältnisse. Es wurde hier die linke Hälfte eines Ganglion aus dem untersten Teile des Plexus rectalis einer Nestkrähe gezeichnet. Von links her verbindet sich mit dem Ganglion ein grösseres sympathisches Nervenstämmchen (sy. n.). In ihm, knapp vor seinem Eintritt ins Ganglion liegt eine rundliche Gruppe der farblosen chromaffinen Zellen (pg). Nur ganz vereinzelte braungelbe chromaffine Zellen (chrz.) finden sich in der Peripherie dieser Gruppe. Dieses Präparat wurde hauptsächlich mit zum Beweise dafür gezeichnet, dass genau dieselben farblosen chromaffinen Zellen, welche am Halse das Paraganglion caroticum zusammensetzen, auch in den abdominalen Abschnitten des sympathischen Nervensystems vorkommen. Man kann aber an dieser Zeichnung die hier in Frage kommende Lagerung der gelben chromaffinen Zellen ebenfalls demonstrieren, da sie zu Gruppen gehäuft an denselben Stellen in den Nerven sich mit Vorliebe finden.

Merkwürdig ist die Armut in erster Linie der Hals- und Brustgrenzstränge, dann aber auch der abdominalen Grenzstränge an chromaffinen Zellen im Vergleiche zu den einzelnen Ganglien. Nur an den Verbindungsstellen der Grenzstränge mit den Ganglien konnte ich im Innern der ersteren manchmal vereinzelte gelbe chromaffine Zellen nachweisen. Weiter von den Ganglien entfernt fand ich innerhalb der Grenzstränge nur ausnahmsweise chromaffine Zellen und das fast ausschliesslich nur im Abdomen. Das Alter oder die Spezies der einzelnen Vögel scheinen auf die Menge und Verteilung der chromaffinen Zellen innerhalb der Grenzstränge keinen erkennbaren, mitbestimmenden Einfluss zu haben.

Etwas anders verhält es sich mit den Grenzsträngen während ihres Verlaufes durch manche Ganglien. Die ersteren bilden dann manchmal streckenweise wohl abgegrenzte Nervenstämmchen, die dann einen reicheren oder geringeren Gehalt an chromaffinen Zellen aufweisen können.

Die innerhalb der abdominalen Grenzstränge aber ausserhalb der Ganglien befindlichen Gruppen chromaffiner Zellen liegen entweder in der Achse oder aber ganz in der Peripherie der Grenzstränge. Manchmal lösen sie sich von den letzteren ganz ab und schieben sich zwischen sie und ihr zugehöriges Epineurium ein.

Die Paraganglien sind von dem eigentlichen nervösen Gewebe der Ganglien und Nerven entweder durch eine dünne bindegewebige Hülle getrennt oder aber sie werden von den Ganglienzellen und Nervenfasern direkt umsponnen. Die Grösse der Paraganglien schwankt in merklichen Grenzen. Entweder bestehen die einzelnen Gruppen nur aus 2—3 oder aber aus 20—30 und mehr Zellen. Die allergrössten Paraganglien liegen stets im Abdomen, sei es nun innerhalb der Grenzstrangganglien oder aber in den verschiedensten peripheren sympathischen Plexus.

Vergleichen wir nun schliesslich in übersichtlicher Weise die Lage, Zahl und Grösse aller zur Beobachtung gelangten Paraganglien, so ergibt sich die Tatsache, dass die Grenzstränge (Grenzstrang + Ganglien) am Halse und am Thorax viel weniger chromaffines Gewebe enthalten, als jene im Abdomen. In den zwei ersten Abschnitten des Sympathicus sind mit ganz seltenen Ausnahmen die Anhäufungen chromaffiner Zellen vollständig in dieselben eingesenkt, während im Abdomen bei den Paraganglien ein auffälliges Bestreben zu Tage tritt, sich vom sympathischen Nervensystem loszulösen. Dies findet seinen deutlichen, morphologischen Ausdruck darin, dass die Paraganglien zu einem kleineren oder grösseren Teil frei aus dem Ganglion oder Grenzstrange herausragen, oder ihnen nur von aussen anliegen, ohne sich mit dem Sympathicus geweblich zu verbinden.

Betrachten wir nun das abdominale, periphere sympathische Nervensystem im Gegensatze zu dem thorakalen und am Halse gelegenen etwas näher, so ergeben sich auffällige Unterschiede betreffs des Gehaltes an gelben chromaffinen Zellen. — Das periphere sympathische Nervensystem des Halses und der Brust enthielt nur in vereinzelten Ausnahmefällen gelbe chromaffine Zellen. Bei einer alten Eule bildeten sie schöne rundlich-ovale Gruppen in den an den Vorhöfen gelegenen Nerven, bei einem einjährigen Hahne setzten sie eine schöne

und grosse Gruppe im äusseren Abschnitte des Halssympathicus zusammen, während sie bei einer jungen Drossel nur in Form ganz kleiner Gruppen in wenigen sympathischen Nervchen am Halse zu finden waren. Bei keinem anderen der untersuchten Vögel waren sonst an diesen Stellen gelbe chromaffine Zellen nachzuweisen. Diese werden am Halse und in der Brust (Vorhöfe) von den farblosen chromaffinen Zellen vertreten, wie ich dies schon bei Besprechung des Paraganglion caroticum ausführte.

Im Gegensatze zu der auffallenden Armut oder dem meist totalen Mangel des peripheren sympathischen Nervensystems am Halse und in der Brust an gelben chromaffinen Zellen, zeigt sich das abdominale in reichster Menge von ihnen durchsetzt. Gerade so wie bei den Paraganglien der Grenzstränge, so zeigt sich auch bei jenen des peripheren sympathischen Nervensystems das Bestreben, sich von diesem abzulösen. Die Paraganglien sind häufig so gross wie die Ganglien selbst, denen sie anliegen oder übertreffen diese noch an Ausdehnung. Sie werden oft samt dem zugehörigen Ganglion von einer gemeinsamen bindegewebigen Kapsel umhüllt. Wie wir bisher gesehen haben, kann die Loslösung des chromaffinen Gewebes vom sympathischen Nervensystem eine mehr minder weitgehende sein. Immer aber lagen die Paraganglien den Nerven und Ganglien mindestens von aussen an. Die Trennung zwischen ihnen kann aber eine vollständige sein, insofern die chromaffinen Zellen selbständige Gruppen bilden. Sie treten dann entweder mit den verschiedenen Abdominalorganen wie Niere, Hoden, Ovarium, Urniere, ferner mit der Aorta und den verschiedensten Arterien und Venen in eine gewebliche Verbindung, oder finden sich in Form kleinerer oder grösserer Zellgruppen in dem zwischen den einzelnen Organen befindlichen Bindegewebe. Ich wende mich nun der Besprechung dieser Paraganglien zu.

II. Urnierenreste.

Die Urnierenreste liegen stets in der Nähe des Paraganglion suprarenale. Sie sind entweder mit diesem oder mit dem Hoden und Ovarium durch Bindegewebe lockerer oder fester verknüpft. Die Urnierenreste bestehen aus einer Anzahl länglicher Kanälchen (Fig. 16, Taf. XXVI, urn. knl.), die in den einzelnen Schnitten in

den verschiedensten Richtungen getroffen sind. Sie werden von einem einfachen, niedrigen zylindrischen, resp. kubischen Epithel ausgekleidet. Zwischen diesen Kanälchen findet man vereinzelte grössere, rundliche Zellgruppen oder Zellballen, die von einer eigenen dünnen bindegewebigen Hülle umkleidet werden; sie stellen die Reste Malpighischer Körper dar. In der beigegebenen Figur sind leider keine enthalten gewesen. Alle Urnierenkanälchen werden durch ein auffallend kernreiches Bindegewebe (bdg.[1]) zu einem einheitlichen Körper zusammengefasst. Dieser besitzt hier die Gestalt eines stumpfen, abgestutzten Dreieckes und wird allseitig von lockerem Bindegewebe (bdg.[2]) umgeben. An der mit drei Kreuzchen (×××) bezeichneten Stelle zeigt dieses, oben an der Spitze der Urnierenreste, infolge der Präparation eine Abhebung von der eigentlichen Urniere. Man findet nun in der Nähe der Urnierenkanälchen oder ihnen unmittelbar anliegend kleinere oder grössere Anhäufungen chromaffiner Zellen. In den allermeisten Fällen sind sie nur in die äussersten Randpartien der Urniere eingesenkt, wie es auch in der Zeichnung wiedergegeben ist. Ungleich viel seltener dringen sie in das Urnierengewebe etwas tiefer ein. Sie können dabei die Reste der Malpighischen Körperchen halbmondförmig umgeben. Das grosse Paraganglion (pg.[1]) ist in die obere stumpfe Spitze der Urnierenreste eingegraben. Es setzt sich aus mehreren, durch schmale Brücken chromaffinen Gewebes miteinander verbundenen Gruppen chromaffiner Zellen zusammen. Diese zeigen in der am meisten nach rechts gelegenen Gruppe teilweise eine strangförmige Anordnung. An der rechten Seite der Urniere liegt innerhalb der letzteren noch eine kleine selbständige, länglich-ovale Gruppe chromaffiner Zellen (pg.[2]). Die allermeisten in den Urnierenresten befindlichen Paraganglien stehen bei allen Vögeln in keinem nachweisbaren Zusammenhange mit dem sympathischen Nervensystem. Weder Nerven noch Ganglienzellen sind im Innern oder der Nähe dieser Paraganglien zu sehen gewesen. Anders verhält es sich mit jenen in der Umgebung der Urnierenreste, frei im Bindegewebe gelegenen Paraganglien. Zwischen diesen liegen manchmal vereinzelte und zu Gruppen gehäufte Ganglienzellen (gz. oben in der Figur). Links von der Urniere verläuft eine grosse und eine kleine Vene (ven.), sowie eine zweimal im Querschnitte getroffene Arterie (art.).

Es kommt nun — wie bekannt — normalerweise ein leuchtend gelbes, schollig-krümmliges Pigment innerhalb der Urnierenreste vor. Es erfüllt entweder zum Teil das Plasma der die Kanälchen auskleidenden Epithelzellen, oder findet sich frei im Lumen jener. Manche Kanälchen waren, besonders bei einer jungen Nestdrossel, ganz von diesem Pigment erfüllt. Dieses findet man aber auch ausserhalb der Kanälchen in Form grösserer oder kleinerer Schollen mitten in dem kernreichen Bindegewebe (bdg.[1]). Die Schollen besitzen öfters eine beträchtliche Grösse und eine merkwürdige Ähnlichkeit mit länglich-ovalen Zellen. Man könnte im ersten Momente vielleicht an chromaffine Zellen denken. Eine Verwechslung dieser mit den Pigmentschollen ist aber bei genauem Zusehen leicht und sicher zu vermeiden. Alle Pigmentschollen haben nämlich eine ganz eigentümliche und nur ihnen zukommende, schwefelgelbe ins grünliche spielende Farbe, wie sie die chromaffinen Zellen niemals aufweisen. Ferner werden die Pigmentschollen bei der Färbung der Präparate z. B. mit Cochenille niemals auch nur eine Spur mitgefärbt, sondern behalten ihre Eigenfarbe bei. Ausnahmsweise kann dies, wie wir gesehen haben, auch bei verschiedenen chromaffinen Zellen vorkommen, niemals bildet aber dies Verhalten die Regel, vielmehr nehmen die meisten chromaffinen Zellen mehr minder den Farbstoff auf und zeigen die verschiedensten Mischtöne zwischen diesem und ihrer eigenen gelben Farbe. Schliesslich sind die Pigmentschollen stets, ohne Ausnahme, kernlose und niemals granulierte Massen. Anschnitte chromaffiner Zellen können ja auch gelbe, kernlose Protoplasmamassen darstellen, dann findet man aber immer in den folgenden Schnitten den zu ihnen gehörigen kernhaltigen Teil der Zelle. Die absolute Kernlosigkeit und die ganz spezifische grün-gelbe Farbe der freien und nicht granulierten Pigmentschollen sind sichere und zuverlässige Unterscheidungsmerkmale zwischen ihnen und den vereinzelten im Bindegewebe zwischen den Urnierenkanälchen vorkommenden chromaffinen Zellen.

III. Ovarium.

Das Ovarium bildete bei den daraufhin untersuchten ganz jungen Nestvögeln (zwei Krähen, eine Drossel) einen länglichen, stellenweise leicht gelappten Körper, der eine stärkere

oder schwächere Längskrümmung besass. Seine konkave Seite war dem Paraganglion suprarenale zugewendet. Diese hilusartige Vertiefung an der einen Seite des Ovarium war ganz von Bindegewebe erfüllt. Dieses erstreckte sich auch nach aussen und vermittelte die gewebliche Verbindung des Ovarium mit dem Paraganglion suprarenale. Eine grosse Anzahl von ganz unregelmässig gestalteten Hohlräumen durchsetzte nun dieses kernreiche den Hilus ovarii erfüllende Bindegewebe. Diese Hohlräume erstreckten sich auch noch nach aussen von dem Hilus in das dort befindliche lockere Bindegewebe. Sie sind stellenweise wie von einem einschichtigen Endothel ausgekleidet und stehen miteinander in einem vielfachen direkten Zusammenhange. Von Waldeyer wurden sie als Lymphräume gedeutet. Da es nicht Aufgabe dieser Arbeit ist, die gewebliche Natur dieser Hohlräume klarzulegen, und überdies das von mir untersuchte Material viel zu gering und nicht mit spezifischen Methoden untersucht ist, um mir eine eigene sichere Anschauung zu ermöglichen, so gehe ich hier auf die neuere Literatur über dieses Thema nicht näher ein. Ich musste aber trotzdem diese Hohlräume erwähnen, weil die Anhäufungen chromaffiner Zellen mit ihnen in nähere Verbindung treten. Kleinere oder grössere Paraganglien durchsetzten nämlich in wechselnder Menge nach allen Richtungen das zwischen diesen Hohlräumen gelegene Bindegewebe. Sie kamen dabei öfters hart an die Wandung der Hohlräume zu liegen und wölbten sich stellenweise in ihr Lumen vor (fixiertes Präparat!). Die Paraganglien im Hilus ovarii reichten bis unmittelbar an das eigentliche Ovarialgewebe heran, in diesem selbst fand ich aber niemals auch nur eine chromaffine Zelle. Diese erstrecken sich stellenweise in Form von Zellsträngen oder reihenförmig angeordneter Gruppen aus dem Hilus ovarii nach aussen fort. Bei einer blinden Nestkrähe waren sie in kontinuierlichem Zuge bis in das Paraganglion suprarenale zu verfolgen. Im Hilus des Ovarium lagen stets zwischen den Gruppen chromaffiner Zellen kleinere und grössere sympathische Ganglien und Nerven, welche ebenfalls verschieden viele gelbe chromaffine Zellen enthielten. In der Nähe des Ovarium fand ich bei zwei jungen Krähen das einemal eine, das anderemal zwei sogenannte „accessorische Nebennieren“. In diesen kleinen, für sich im Zwischengewebe liegenden Organen, verband sich das epitheliale

eigentliche Nebennierengewebe mit den chromaffinen Zellen in genau derselben Weise, wie in dem gleichgebauten, für gewöhnlich „Nebenniere" genannten Hauptorgane (Nebenniere + Paraganglion suprarenale). Diese accessorischen Nebennieren lagen eine Strecke weit vom letzteren entfernt; nirgends bestand auch nur der geringste gewebliche Zusammenhang zwischen beiden.

IV. Hoden.

Bei einer noch blinden Nestkrähe gelang mir der sichere Nachweis von kleinen Gruppen chromaffiner Zellen in der Nähe des Hodens, in seiner Kapsel und in den äussersten, unmittelbar unter dieser gelegenen Schichten des eigentlichen Hodenparenchyms. Ebenso begleiteten kleine Gruppen ein aus dem Hoden in den Nebenhoden ziehendes Hodenkanälchen. Keines von allen diesen Paraganglien stand in einem nachweisbaren Zusammenhange mit sympathischen Nerven.

V. Niere.

Bei einer jungen Nestdrossel, aber auch bei einer jungen Krähe, wenn auch bei letzterer nicht so schön, fanden sich bis 1 mm von der Nierenoberfläche entfernt, kleinere und grössere Paraganglien in diese eingesenkt. Stücke der Niere wurden immer nur nebenbei und nicht zum Zweck einer speziellen Untersuchung bei Präparation des Paraganglion suprarenale mit herausgenommen. Ich bin überzeugt, dass bei planmässig daraufhin gerichteten Untersuchungen weit öfters und weit mehr chromaffine Zellen, vielleicht auch in grösseren Tiefen in den Nieren gefunden werden dürften, als es mir gelang.

Fig. 19, Taf. XXVI, stellt einen Schnitt durch die Niere der jungen Drossel dar. Links befindet sich das eigentliche Nierenparenchym, dessen Kanälchen (nr. knl.) in den verschiedensten Richtungen durchschnitten sind. Am ganzen rechten Bildrande verläuft eine grössere Vene (ven.), von der aber nur ihre linke Wand gezeichnet wurde, nach rechts von dieser ist das Venenlumen (lum.) und weiter nach rechts von der Vene wieder Nierenparenchym zu denken. Die Venenwand setzte sich aus einem einschichtigen Endothel und wenigen Lagen von Bindegewebe zusammen. Unten, ganz in sie vergraben, liegt ein kleines Paraganglion (pg.[1]). Dieses reicht bis unmittelbar an

das Endothel heran. In den folgenden Schnitten erwies sich die Venenwand, noch tiefer in die Niere hinein, von mehreren solchen Gruppen durchsetzt, die stellenweise das Endothel ins Venenlumen etwas vorbuchteten. Zu keinem dieser kleinen, vollständig in der Venenwand gelegenen Paraganglien zog irgend ein nachweisbares Nervenstämmchen. Interessant ist der Umstand, dass auch die Wand grösserer innerhalb der Niere verlaufender Arterien in gleicher Weise wie die Venen verschieden grosse Gruppen chromaffiner Zellen enthalten kann. Man findet nun abgesehen von diesen in den Gefässwänden befindlichen Paraganglien eine verschieden grosse Menge von ihnen frei zwischen den Nierenkanälchen liegen. Ein solches Paraganglion ist mit pg.[2] bezeichnet. Es senkt sich mehr minder tief in das eigentliche Nierenparenchym ein und steht mit den grösseren Gefässen in keinem geweblichen Zusammenhange. Pg.[2] besteht eigentlich aus drei voneinander teilweise gesonderten Gruppen chromaffiner Zellen. An seiner unteren Peripherie liegt ein kleines Ganglion (sy. gz.), das seinerseits mit einem schwachen marklosen Nervchen (sy. n.) zusammenhängt. Pg.[3] ist ebenfalls von sympathischen Nerven (sy. n.) umgeben. Die in der Niere befindlichen Paraganglien stehen aber häufig in keinem nachweisbaren Zusammenhange mit dem sympathischen Nervensystem.

VI. Die Wandungen der verschiedensten abdominalen Arterien und Venen.

Eine fernere Fundstätte schöner Paraganglien sind die Gefässwandungen der Aorta abdominalis und Vena suprarenalis. Fig. 23, Taf. XXVI, stellt ein Stück aus der Aorta abdominalis einer noch blinden Nestkrähe dar. Von der Tunica media (med.) wurde nur das äussere Drittel gezeichnet. Die Adventitia (adv.) ist an der mit zwei Kreuzchen bezeichneten Stelle (××) infolge der Präparation von der Media abgehoben. In früheren Schnitten lag ein grosses Paraganglion (pg.) ganz in der Adventitia. Hier stellt es nur mehr eine kleinere Gruppe chromaffiner Zellen dar. Es setzte sich nur durch einen kleinen Schlitz in der Media in diese hinein fort. Der in diesem Schnitte ganz dünne stielförmige Fortsatz wurde bloss von einigen Muskelzügen der Media gedeckt und ist hier nicht eingezeichnet worden, um die eben beschriebenen Verhältnisse klarer zu demonstrieren.

Innerhalb der Media setzen die chromaffinen Zellen wieder ein grösseres Paraganglion zusammen. Das ganze Paraganglion hatte demnach Hantelform und lag mit einem Teil in der Media, mit dem anderen in der Adventitia. Ersterer wurde durch keine eigene bindegewebige Hülle von den Muskelfasern geschieden. Später fanden sich an der Stelle des grossen Paraganglion nur vereinzelte, ganz unregelmässig verstreute chromaffine Zellen. An manchen Stellen der Aorta abdominalis und der verschiedensten anderen Arterien schieben sich die Paraganglien bis fast an die Intima heran, ohne jedoch jemals das Endothel wie bei den Venen zu berühren. Es wäre nun noch hervorzuheben, dass durchaus nicht alle Paraganglien zu gleicher Zeit in der Adventitia und Media liegen. Viele durchsetzten bloss eine einzige von diesen beiden Wandschichten. Manche der in der Adventitia gelegenen Gruppen chromaffiner Zellen stehen in einem direkten Zusammenhange mit feinen sympathischen Nervchen, bei den ausschliesslich in der Media befindlichen Paraganglien konnte ich dies niemals sehen.

Von allen zur Beobachtung gelangten venösen Blutgefässen besass die Vena suprarenalis den grössten Gehalt an chromaffinen Zellen. Die aus einem Endothel und relativ wenig Bindegewebe und spärlichen Muskelfasern zusammengesetzte Wand war häufig in ihrer ganzen Dicke von zahlreichen Gruppen und einzelnen chromaffinen Zellen durchsetzt. Waren die ersteren etwas grösser, so ragten sie entweder nach aussen aus der Venenwand heraus, oder wölbten das Venenendothel etwas vor sich ins Lumen vor. Einzelne Gruppen ragten, ich betone es immer — am fixierten Präparate — knopfartig in das Venenlumen.

Ganz abgesehen von diesen grossen Blutgefässen besitzen die Wandungen der verschiedensten kleineren und grösseren Arterien und Venen im Bereiche des ganzen Abdomens einen wechselnden Reichtum an chromaffinen Zellen. Die Media der kleinsten Arterien ist oft nur zwei bis drei Muskellagen stark und trotzdem von kleinen Gruppen chromaffiner Zellen an verschiedenen Stellen durchsetzt. Im Gegensatze zu den entsprechend dünnen Venen wölbten sich die Paraganglien der kleinen Arterien niemals ins Gefässlumen vor.

Infolge reicher Entwicklung des chromaffinen Gewebes kann es auch vorkommen, dass die kleinen Arterien und Venen auf

weitere Strecken hin von dem chromaffinen Gewebe *vollständig eingehüllt* werden.

VII. Frei im Bindegewebe gelegene Paraganglien.

Alle hier zur Besprechung gelangenden Gruppen chromaffiner Zellen zeigen das eigentümliche Verhalten, dass sie mit keinem der früher abgehandelten Abdominalorgane in eine gewebliche Verbindung treten, sondern *frei für sich allein* im Bindegewebe liegen. Ein Teil von ihnen verleugnet seine Zugehörigkeit zum sympathischen Nervensystem nicht, insofern er mit feinen Nerven oder kleinen Ganglien in Verbindung steht, ein anderer Teil dagegen hat sich vom Sympathicus *vollständig losgelöst*. Als ein Beispiel für solche Paraganglien diene die Fig. 20a, Taf. XXVI. Diese Gruppe chromaffiner Zellen stammt aus dem *Abdomen* einer blinden *Nestkrähe* und setzte sich aus einer Anzahl von rundlichen oder länglich-ovalen Zellgruppen oder Zellballen (zb.) zusammen. Diese waren von Kapillaren (kpl.) und dünnen Zügen fibrillären Bindegewebes an ihrer Oberfläche umgeben, mit Ausnahme von Zellballen zb.^{6} und zb.^{7}, die hier in der Figur teilweise zusammenhängen, und deren gegenseitige Abgrenzung erst in den folgenden Schnitten etwas deutlicher wurde. Links und rechts von zb.^{1} verlaufen kollabierte Kapillaren (kpl.). Vergl. auch Fig. 20b, Taf. XXVI, welche einen Teil des Ballens zb.^{1} bei stärkerer Vergrösserung wiedergibt. Das Paraganglion ist nur zum grössten Teil gezeichnet worden. Es wird an seiner Oberfläche von einer bindegewebigen Kapsel (bdg.) eingehüllt, die am oberen Rande des Paraganglion besonders dick ist und nach unten zu, immer schwächer werdend, stellenweise sich ganz zu verlieren scheint. In der bindegewebigen Kapsel verlaufen am linken Schnittrande eine kleine quergetroffene Arterie (art.) und zwei Venen (ven.).

Das ganze Paraganglion lag vollständig von der Nachbarschaft getrennt für sich im lockeren Bindegewebe und selbst die genaueste Beobachtung liess keinen Zusammenhang mit dem sympathischen Nervensystem erkennen. Auffallend war der grosse Reichtum an *Kapillaren*, welche das Paraganglion nach allen Richtungen durchzogen.

Die allergrösste Mehrzahl der frei im Bindegewebe gelegenen Paraganglien zeigt nur sehr selten eine solche Grösse und einen

so zusammengesetzten Bau. Ich fand sie auch bei keinem der untersuchten Vögel so schön ausgebildet wie bei den blinden Nestkrähen. In der Mehrzahl der Fälle bilden die selbständigen Paraganglien kleine, mehr einheitliche Gruppen. Nirgends stand dieses Paraganglion in einem Zusammenhange mit dem Sympathicus.

VIII. Cytologie.

Nach Besprechung des allgemeinen Vorkommens und der Grösse der Paraganglien, wende ich mich nun der Beschreibung des feineren Aufbaues der sie zusammensetzenden chromaffinen Zellen zu. Hierbei kann ich mich ganz kurz fassen, indem ich auf alles das verweise, was ich bei Beschreibung des Paraganglion suprarenale gesagt habe. Seine Zellen gleichen in jeder Beziehung, was die Farbe, Grösse und Struktur von Kern und Plasma betrifft, den chromaffinen Zellen der verschiedenen im vorhergehenden beschriebenen Paraganglien.

Es gibt nun sowohl an verschiedenen Stellen des ganzen sympathischen Nervensystems, besonders aber im abdominalen, dann aber auch in den freien und mit den verschiedenen abdominalen Organen verbundenen Paraganglien eine wechselnde Anzahl von chromaffinen Zellen, welche die Farbstoffe gar nicht aufnehmen. Viele von den letzteren erscheinen in einem satten goldgelben Tone. Wie ich schon bei Beschreibung des Paraganglion suprarenale erwähnte, erfahren die chromaffinen Zellen bei der Fixierung mit Chromgemischen eine ausschliessliche Gelb-, niemals dagegen eine Braunfärbung. Die oben erwähnten Zellen unterscheiden sich von den anderen chromaffinen Zellen, schon in den ungefärbten Präparaten, durch ihre goldgelbe Farbe. Aber nicht bloss diese eigentümliche Färbung, sondern auch feinere Struktureigentümlichkeiten des Plasma und der Kerne bilden Differenzierungsmerkmale zwischen vielen dieser goldgelben und den anderen typischen chromaffinen Zellen. Das Plasma der ersteren ist häufig nur in Form eines engmaschigen, aus dünnsten Fädchen zusammengesetzten Retikulum angeordnet. Die Maschen waren leer und von keinen Granula durchsetzt, wie dies bei den anderen chromaffinen Zellen stets der Fall ist. (Fig. 20 b, Taf. XXVI.) Unter den goldgelben Zellen gibt es aber auch eine geringe Anzahl, die ebenfalls in ähnlicher Weise Granula enthalten.

Zwischen den einzelnen Zellen (Fig. 20b, Taf. XXVI) sind Zellgrenzen nur stellenweise in Gestalt schwächerer gelber Linien (zg.) angedeutet. Meist stehen die endozellulären Netzwerke benachbarter Zellen miteinander in einem ununterbrochenen Zusammenhange. Nur die Lage der Kerne gibt ungefähr die Ausdehnung der einzelnen Zellen an. Man kann daher hier mit Recht von einer syncytialen Anordnung der Zellen sprechen.

Die Kerne dieser goldgelben Zellen sind meist rund oder oval, seltener mehr unregelmässig (Fig. 24b, Taf. XXIII, 11). Sie färben sich recht verschieden stark und besitzen häufig keine wahrnehmbare oder nur eine ganz verwaschene Struktur. Sie erscheinen dann in Form matter, nicht scharf konturierter Kreise oder Scheiben; in der beigegebenen Fig. 20b, Taf. XXVI, war nur in zwei Kernen ein Kernkörperchen angedeutet.

Für diese goldgelben chromaffinen Zellen ist schliesslich der Umstand charakteristisch, dass sie stets zu kleineren oder grösseren Gruppen vereint sind. Entweder setzen sie mit den übrigen chromaffinen Zellen die verschiedensten Paraganglien zusammen, oder bildeten für sich allein Paraganglien (Fig. 20a, Taf. XXVI). Die goldgelben chromaffinen Zellen fanden sich an allen den bisher beschriebenen Fundorten chromaffinen Gewebes und, wie ich nochmals hervorheben will, öfters in gehäufter Menge im Paraganglion suprarenale.

Als dritter Zelltypus wären nun jene Zellen zu nennen, die sich wiederum gar nicht gelb, sondern ausschliesslich mit Cochenille rot gefärbt haben, die sonst aber in jeder Beziehung vollständig den gelben chromaffinen Zellen gleichen. Die Gesamtheit dieser Zellen müssen wir in zwei Untergruppen teilen. Die eine Gruppe dieser roten Zellen glich den braungelb oder braunroten, die andere den goldgelben chromaffinen Zellen. Die ersteren fand ich in verschiedener Menge in zahlreichen Paraganglien. Sie lagen ganz unregelmässig mitten unter den braunroten oder braungelben Zellen. Ihr Plasma hatte den reinen Cochenilleton angenommen, als Beweis dafür, dass sich diese Zellen bei der Fixierung in Chromverbindungen nicht gelb gefärbt haben. Die roten Zellen entsprechen in ungefärbten Schnitten solchen, die sich bei derselben Fixierung entweder nur kaum merklich oder tatsächlich gar nicht gelb gefärbt hatten. (Vergl. hier den

Befund nicht gelber chromaffiner Zellen im Paraganglion suprarenale des einjährigen Hahnes.)

In der Fig. 18, Taf. XXVI, liegt am unteren Rande des Paraganglion eine solche violette chromaffine und grosskernige Zelle (chrz.[2]). Ein Vergleich zwischen ihr und den braunroten chromaffinen Zellen zeigt ohne weiteres die Gleichheit beider Zellarten. In der Figur lag die violette chromaffine Zelle dem Paraganglion nur von aussen an, genau dieselben Zellen finden sich aber auch häufig im Innern der Paraganglien. Aus dem völlig gleichen Aussehen und aus der weitgehenden Vermengung der beiden Zellarten, glaube ich schliessen zu dürfen, dass auch die rotvioletten Zellen (d. h. die nicht gelben chromaffinen Zellen) zu den chromaffinen zu zählen sind. Die Grösse der Kerne dieser Zellen ist genau dieselbe wie bei den gelben chromaffinen Zellen. Manche von den ersteren besitzen aber auch kleinere Kerne (Fig. 18, Taf. XXVI. chrz.[1]) in analoger Weise wie die gelben chromaffinen Zellen.

Es gibt nun eine verschieden grosse Anzahl von nicht gelben Zellen, die fast durchwegs kleinere Kerne besitzen und sich durch die Struktur ihres Plasma deutlich von den bis jetzt beschriebenen nicht gelben chromaffinen Zellen unterscheiden. Sie sind vielmehr den goldgelben chromaffinen Zellen auffallend ähnlich. (Vergl. hier die Fig. 22a mit 20a, Taf. XXVI und Fig. 22b mit 20b, Taf. XXVI.) Diese kleinkernigen nicht gelben Zellen besitzen ebenfalls ein aus feinen Protoplasmafäden gebildetes Netz- und Maschenwerk, während die grosskernigen nicht gelben Zellen geradeso wie die gelben chromaffinen Zellen granuliert sind. Die Lücken des intrazellulären Maschenwerkes sind hier wie bei den goldgelben Zellen leer. Im Gegensatze zu den letzteren war der Kern mancher nicht gelben, in der Fig. 22b rotvioletten Zellen viel deutlicher vom Plasma umgeben (Zelle a und b Fig. 22b). Dieses war dann mehr homogen und nicht retikuliert. Die Kernstruktur war in vielen nicht gelben kleinkernigen Zellen gerade so wie bei den goldgelben chromaffinen Zellen mehr minder verwischt, dennoch aber in einer relativ grösseren Zahl von Kernen deutlicher zum Ausdrucke gebracht.

Die Fig. 22a und b, Taf. XXVI, geben die betreffenden Verhältnisse wieder. Fig. 22a ist ein Übersichtsbild. Das von einer gemeinsamen bindegewebigen Kapsel umschlossene Paraganglion

setzt sich nur zur einen Hälfte aus den braunroten (gelben) chromaffinen Zellen (chrz.), zur anderen aber aus den kleinkernigen violettroten (nicht gelben) Zellen (vlt. chrz.) zusammen. Von der gemeinsamen äusseren bindegewebigen Hülle zweigt an der unteren Peripherie des Paraganglion ein dünnes Faserbündel (bdg.[1]) ab, das zum Teil die braunroten und violettroten Zellen voneinander scheidet. Am oberen Rande des Paraganglion dringen die Fasern dieses Septum zwischen die braunroten Zellen.

Bevor ich nun die Befunde übersichtlich zusammenfasse, will ich die Kernformen der verschiedenen gelben und nicht gelben chromaffinen Zellen im Zusammenhange noch einmal besprechen. Im übrigen verweise ich betreffs der feinsten Details auf das Kapitel Paraganglion suprarenale.

1. Die Kerne der gelben, in den Figuren auf Taf. XXVI, braunroten Zellen sind gross, rund oder mehr längsoval, deutlich konturiert, oft wie leer, d. h. sie besitzen mit Ausnahme des Kernkörperchens fast keinen anderen geformten Inhalt. Die färbbaren Substanzen sind in Form von ein oder zwei grösseren und mehreren kleineren Partikeln unregelmässig im Kerne verteilt. Die Grösse der Kerne schwankt zwischen 0,004—0,008 mm. Gerade so wie die Grösse, zeigt auch die Intensität der Kernfärbung verschiedene Abstufungen.
2. Die Kerne der goldgelben chromaffinen Zellen, Fig. 20a und b, Taf. XXVI, sind klein (0,004—0,005 mm) rundlich oder oval, selten mehr unregelmässig. Meist zeigen sie eine lebhafte Färbung, doch trifft man unter ihnen auch weniger tingierte an. Die Kernstruktur ist oft ganz verwaschen oder überhaupt nicht zu erkennen. Die Kerne haben keine so scharfen Konturen wie jene der braunroten (gelben) chromaffinen Zellen, sie bilden vielmehr matt gefärbte Scheiben.
3. Im Vergleiche zu den Kernen der goldgelben Zellen zeigen die genau so grossen Kerne der rotvioletten kleinkernigen Zellen (Fig. 22a und b, Taf. XXVI) das ganz gleiche oder ein auffallend ähnliches Aussehen. Sie bilden genau solche mehr minder lebhaft violett gefärbte matt konturierte Scheiben. Die Innenstruktur ist in

einer grösseren Anzahl von Kernen deutlicher als bei den goldgelben chromaffinen Zellen ausgeprägt.

4. Schliesslich wären hier noch die grossen Kerne der violetten (nicht gelben) chromaffinen Zellen zu erwähnen (Fig. 18, Taf. XXVI, chrz.[2]), die in jeder Hinsicht denen der braunroten oder braungelben chromaffinen Zellen gleichen.

Nach dieser übersichtlichen Zusammenstellung der verschiedenen Kernformen wende ich mich nun der vergleichenden Schlussbetrachtung zu.

IX. Schlussbetrachtungen.

Die chromaffinen Zellen treten unter dem Bilde oft so verschiedener Typen auf, dass es auf den ersten Blick schwer fällt, ihre Zusammengehörigkeit zu erkennen. Wie wir gesehen haben, können wir bei Chromfixierung und Cochenillefärbung mehrere Unterarten erkennen. Da die meisten der einschlägigen Präparate mit Cochenille gefärbt waren, so ist hier hauptsächlich von dieser Methode die Rede. Bezüglich der Wirksamkeit der anderen Farbstoffe gilt aber mit gewissen Modifikationen dasselbe, was betreffs des Cochenille beschrieben wurde.

Die Gruppen, in welche wir die Gesamtheit der chromaffinen Zellen einteilen können, sind nun folgende:

1. Die braunroten oder braungelben grosskernigen Zellen. (Fig. 16, 18, 19, 21, 22a, 23, Taf. XXVI.)
2. Die nicht gelben, ausschliesslich violettroten Zellen, die den vorhergehenden vollkommen gleich sind. (Fig. 18, Taf. XXVI, chrz.[2]).
3. Die goldgelben, kleinkernigen chromaffinen Zellen. (Fig. 20a u. b, Taf. XXVI.)
4. Die kleinkernigen violettroten Zellen, welche ihrerseits den unter 3. subsummierten goldgelben Zellen auffallend ähnlich sind. (Fig. 22a u. b, Taf. XXVI.)

Welche Berechtigung habe ich nun, diese unter 2. u. 4. zusammengefassten Zellen zu der gemeinsamen Hauptgruppe der chromaffinen Zellen zu zählen? Der Mangel jeglicher Gelbfärbung ist an und für sich kein Grund dagegen, ich erinnere hier nur an die nicht gelben Zellen des Paraganglion suprarenale

des einjährigen Hahnes und an die farblosen Zellen des Paraganglion caroticum. Es trifft sich nun sehr günstig, dass die nicht gelben (hier violettroten), in ihrem Aufbau in jeder Beziehung den gelben chromaffinen Zellen gleichen. Ihre gegenseitige Zusammengehörigkeit dokumentiert sich also schon zum Teil durch das vollkommen gleiche Aussehen. Ein weiterer wichtiger Grund ist die innige wechselseitige Vermengung von violetten (nicht gelben) und braungelben chromaffinen Zellen in den verschiedensten Paraganglien. Die unter 2. beschriebenen Zellen liegen unmittelbar neben den braunroten chromaffinen Zellen in ganz unregelmässiger Anordnung, während die Zellen 4 eine grössere Selbständigkeit besitzen und daher eigene Gruppen bilden. Die Zellen 2 und 4 stehen in demselben geweblichen Zusammenhange mit dem sympathischen Nervensystem, wie die typischen chromaffinen Zellen.

Aus ihrer völligen Gleichheit mit den gelben chromaffinen Zellen, ferner aus der weitgehenden Vermischung der gelben mit den violetten (nicht gelben) Zellen und schliesslich aus der gleichen Verbindung beider Zellarten mit dem Sympathicus glaube ich die Berechtigung herleiten zu dürfen, auch die nicht gelben, hier violettroten, Zellen zu den chromaffinen zu zählen. Wir würden also die Gesamtheit der letzteren in die vier oben erwähnten Untergruppen teilen müssen. Anhangsweise reihe ich hier noch alle jene Zellen an, die auf einer embryonalen Stufe der Entwicklung stehen geblieben sind und im Vereine mit typischen chromaffinen Zellen die verschiedensten abdominalen Paraganglien zusammensetzten. Diese Zellen haben bei der Beschreibung des Paraganglion suprarenale eingehend Berücksichtigung erfahren. Ich verweise daher auf dieses Kapitel.

Eine andere Frage ist nun die, ob das verschiedene Aussehen der einzelnen Zellen bloss als Ausdruck einer bei den verschiedenen Zellen verschieden weit gegangenen physiologischen Tätigkeit aufzufassen ist, oder ob es so viele Unterarten von chromaffinen Zellen als verschiedene Zellformen gibt. Ich glaube nicht, dass eine sichere Entscheidung heute schon gefällt werden kann, es muss denn doch noch das Ergebnis embryologischer Untersuchungen abgewartet werden. Infolge meiner Untersuchungen lässt sich nur folgendes sagen:

Es geht wohl nicht gut an in den Farbendifferenzen der einzelnen chromaffinen Zellen allein schon einen Anhaltspunkt für ihre Einteilung in verschiedene Unterarten zu haben. Die Affinität der einzelnen chromaffinen Zellen zu den verschiedenen Farbstoffen ist sehr verschieden stark ausgeprägt. Neben gelb gebliebenen Zellen liegen unmittelbar solche, welche infolge von Aufnahme grösserer Farbstoffmengen fast die Eigenfarbe dieser besitzen. Zwischen diesen Extremen in der Färbung gibt es aber alle nur erdenklichen Übergänge. Fände man unter den chromaffinen Zellen bloss maximal oder fast gar nicht gefärbte, so könnte man aus der Grösse der Farbendifferenz und infolge jeglichen Mangels von Übergängen schon eher auf eine wesentliche Verschiedenheit der betreffenden Zellen schliessen. So bildet aber die zwischen den Extremen der Färbung vorhandene Gesamtheit der Farbabstufungen eine grosse und mannigfaltige zusammenhängende Reihe, sodass man folgerichtig zur Annahme ebenso zahlreicher Arten unter den chromaffinen Zellen gezwungen wäre, wollte man die Differenzen in der Färbung der einzelnen chromaffinen Zellen einer solchen Einteilung zugrunde legen. Das Willkürliche und Unzulässige eines solchen Vorgehens liegt auf der Hand. Es fragt sich nun, ob die einzelnen Zellen ausser ihrer verschiedenen Farbe sonst noch ein verändertes histologisches Bild darbieten, und ob zwischen diesem und den Farbdifferenzen irgendwelche gesetzmässigen Beziehungen bestehen.

Ich kann es hier gleich vorweg erwähnen, dass es mir nicht gelang, solche mit Sicherheit aufzudecken. Es gibt z. B. Zellen, deren Plasma gleich stark gefärbt und in gleicher Weise von Granula durchsetzt ist; ihre Kerne aber zeigen auffallende Verschiedenheiten in der Grösse, Form und Farbe. Will man hier aus den cytologischen Veränderungen auf solche in der physiologischen Tätigkeit der Zellen schliessen, so können nur die Differenzen im Aussehen der Kerne hierfür herangezogen werden.

Umgekehrt gibt es Zellen, die in bezug auf den Kern und das Plasma völlig gleich gebaut sind und sich bloss durch die Farbe des Plasma oder ihrer Kerne unterscheiden.

Ferner findet man eine genügende Anzahl von Zellen, die gleich grosse und gebaute Kerne, dagegen ein verschiedenes Plasma haben, sei es dass dieses mehr gleichmässig granuliert, oder von einer verschieden grossen Menge von Vakuolen durch-

setzt oder different gefärbt ist. Eine Veränderung in der spezifischen Tätigkeit würde sich in diesen Fällen im Gegensatze zu den zuerst beschriebenen nur durch Verschiedenheiten im Aufbaue des Plasma kundgeben.

Der Wechsel im Aussehen der einzelnen chromaffinen Zellen ist ein sehr grosser und man kann nur sagen, dass die einzelnen Phasen im individuellen Zelleben entweder nur in Veränderungen des Kernes oder des Plasma oder aber in solchen an beiden Zellbestandteilen zugleich ihren Ausdruck finden, ohne dass es gelingt, aus dem cytologischen Bilde einen sicheren Schluss auf den Grad oder die Art der Funktion zu ziehen.

Ich möchte daher die ganz überraschende Mannigfaltigkeit im Aussehen aller jener gelben chromaffinen Zellen, die sich mit den diversen Farbstoffen mehr minder lebhaft färben, nur durch eine verschieden weit vorgeschrittene physiologische Tätigkeit, der sonst einander im Wesen gleichen Zellen, erklären.

Im Gegensatze zu der Gesamtheit dieser Zellen stehen alle jene, die sich mit den verschiedenen Farbstoffen gar nicht gefärbt hatten und eine ganz spezifische, satte goldgelbe Farbe aufweisen. Sie unterscheiden sich aber auch durch ihr anderweitiges cytologisches Aussehen von den übrigen chromaffinen Zellen. Ihr Plasma ist meist in Form eines feinen Netzwerkes angeordnet, dessen Lücken in der Regel frei von Granula sind. Die Kerne sind meist strukturlos und nicht scharf konturiert. Ich möchte nun diese goldgelben chromaffinen Zellen in einen gewissen Gegensatz zu den übrigen stellen und sie als eine besondere Unterart zusammenfassen.

Die goldgelben Zellen bilden entweder, wie es in Fig. 20a, Taf. XXVI, abgebildet ist, ganze Paraganglien für sich oder aber setzen im Vereine mit den anderen chromaffinen Zellen diese zusammen. Im letzteren Falle mischen sie sich nicht regellos unter die anderen chromaffinen Zellen, sondern liegen auch da in kleineren oder grösseren Gruppen beisammen.

Man könnte nun auch folgender Anschauung Raum geben, dass diese granulafreien goldgelben Zellen mit ihren strukturlosen Kernen vielleicht nur ermüdete oder erschöpfte typische chrom-

affine Zellen sind. Gegen diese Annahme spricht ausser den schon oben angeführten Gründen, dass bei einer gewissen Anzahl von diesen goldgelben Zellen das Plasma ebenfalls granuliert sein kann.

Wie verhält es sich nun mit den nicht gelben, in den Figuren violettroten, Zellen? Ich habe schon früher die Ansicht ausgesprochen, dass ich sie infolge ihres Aufbaues und ihrer Anordnung, trotz des völligen Mangels einer Gelbfärbung zu den chromaffinen Zellen zählen muss. Bei allen vereinzelten, zwischen den lebhaft gelb (hier braunrot oder braungelb) gefärbten Zellen verstreut liegenden violettroten Zellen könnte man ja zweifeln, ob man in dem Mangel der Gelbfärbung bloss den morphologischen Ausdruck eines bestimmten Stadiums in der Funktion erblicken, oder ihn im Sinne einer von Anfang an veränderten, spezifischen Zelltätigkeit deuten soll. Im Gegensatze zu diesen vereinzelten unter 2., Seite 768, beschriebenen Zellen möchte ich die unter 4. zusammengefassten, den goldgelben, kleinkernigen chromaffinen Zellen (3., Seite 768) sehr ähnlichen Zellen speziell hier erwähnen.

Zwei Möglichkeiten können zur Erklärung der gegenseitigen Ähnlichkeit zwischen den Zellen (3) und (4) dienen. Entweder bilden die Zellen (4) einen Zelltypus für sich, oder sie sind mit den goldgelben Zellen (3), denen sie ja bis auf die Farbe täuschend ähnlich sehen, aufs nächste verwandt, wenn nicht gar mit ihnen identisch. Man könnte ja daran denken, dass die Zellen (4) nur ermüdete oder erschöpfte Zellen (3) seien. Für diese Anschauung könnte auch ihre ähnliche Anordnung zu mehr selbständigen Gruppen herangezogen werden.

Die Einteilung der chromaffinen Zellen wird sich je nach dem Standpunkte, den man nach den vorausgegangenen Ausführungen einnehmen will, verschieden gestalten. Trennt man die Zellen (4) von den Zellen (3) und diese wieder von der Gesamtheit der übrigen chromaffinen Zellen ab, so erhalten wir folgende Unterarten:

1. Die weitaus grösste Mehrzahl der chromaffinen Zellen: diese färben sich mit den diversen Farbstoffen mehr minder lebhaft. (1., Seite 768.)
2. Die goldgelben chromaffinen Zellen. (3., Seite 768.)

3. Die kleinkernigen nicht gelben chromaffinen Zellen. (4, Seite 768.)
4. Die grosskernigen unter (2., Seite 768) subsummierten Zellen. Die Selbständigkeit dieser Gruppe ist aber sehr fraglich.

Nimmt man jedoch die Trennung in einer anderen Weise vor, so würden die chromaffinen Zellen in zwei Hauptgruppen zerfallen: 1. Die mit den Farbstoffen sich färbenden Zellen. (1., Seite 768). 2. Die goldgelben Zellen. (3., Seite 768). Die kleinkernigen, nicht gelben Zellen (4., Seite 768) wären dann nur als ermüdete oder erschöpfte goldgelbe Zellen (3., Seite 768) und die grosskernigen nicht gelben (4., Seite 768) als solche gelbe chromaffine Zellen (1., Seite 768) aufzufassen. Die kleinkernigen, nicht gelben chromaffinen Zellen könnten aber auch nur Entwicklungsstadien der gelben chromaffinen Zellen darstellen. Da ich diese Zellen nur bei jungen Vögeln fand, so hat diese Anschauung auch eine gewisse Berechtigung. Erst eine grössere Zahl von untersuchten alten Vögeln derselben Arten wird vielleicht über den letzten Punkt Aufschluss geben. Ich glaube aber nicht, dass man das oft so total verschiedene Aussehen aller unter 1 bis 4 zusammengefassten Zellen nur durch eine verschieden weit gegangene Zelltätigkeit im übrigen histologisch und physiologisch gleichwertiger Zellen, erklären kann.

Würde man bei den gelben chromaffinen Zellen auch zweifeln können, ob es wirklich verschiedene Arten unter ihnen gibt, so kann man dies im Hinblicke auf sie und die farblosen chromaffinen Zellen des Paraganglion caroticum nicht tun. Diese sind von den gelben chromaffinen Zellen denn doch zu verschieden, als dass man sie so ohne weiteres mit diesen vergleichen darf. Gerade die farblosen chromaffinen Zellen geben einem die Berechtigung, die Gesamtheit der chromaffinen Zellen in verschiedene Arten einzuteilen. Es hat daher nichts Ungerechtfertigtes an sich, wenn man auch die gelben chromaffinen Zellen noch in weitere Unterabteilungen zerfällt.

8. Nachtrag.

Kurze Zeit nach Abschluss meiner Arbeit erschien in diesem Archiv, 67. Bd., Heft 3, eine Abhandlung von F. Krauss, be-

titelt: „Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen.“ Krauss beschreibt in ihr unter anderem die interessante Tatsache, dass sich ein Teil des in der Cutis befindlichen fibrillären Bindegewebes bei den von ihm untersuchten erwachsenen Exemplaren nur schwer oder gar nicht mit dem Säurefuchsin färbt. Wie wir gesehen haben, zeigt auch das fibrilläre Bindegewebe der Vögel an verschiedenen Stellen im Körper ein ähnliches oder ein vollständig gleiches Verhalten. Krauss gelangte ganz unabhängig von mir zu seinen Resultaten. Die wichtigsten Tatsachen, die ich in der vorliegenden Arbeit ausführlich besprochen habe, waren mir aber schon vor dem Jahre 1904 bekannt. Eine diesbezügliche ganz kurz gefasste Stelle meiner damaligen vorläufigen Mitteilung (Kose 13) Seite 613 lautet wörtlich: „Zur Entscheidung der Frage betreffs der feinsten Verzweigungen des Bindegewebes muss ich noch weitere Färbungen unternehmen. Den Grund hierfür bildet der Umstand, dass die gewöhnlichen spezifischen Bindegewebsfärbungen nach van Gieson, Hansen, Apáthy, sich zur sicheren Darstellung des interstitiellen Bindegewebes der Nebenniere insofern als unzulänglich erwiesen, als sich nur einzelne Partien des Bindegewebes in den einzelnen Schnitten regelrecht rot färbten, während im Gegensatze dazu unmittelbar neben diesen Stellen liegendes Bindegewebe eine mehr oder minder lebhafte deutliche Gelbfärbung zeigte.“

Die weitgehende Übereinstimmung, welche zwischen den Angaben von Krauss und mir herrscht, veranlasst mich hier auf seine Arbeit etwas näher einzugehen. Diejenigen Stellen, welche vergleichshalber das grösste Interesse besitzen, lauten wörtlich: Seite 349: „Dies ist derjenige Typus, bei welchem zwar ein bindewebiger Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis vorhanden ist, wo aber die an die basalen Epidermiszellen grenzenden Partien der Bindegewebsfasern sich durch eine fehlende oder verringerte Färbbarkeit für Collagenfarbstoffe auszeichnen, in der Art, dass die Färbbarkeit in umso stärkerem Maße abgeschwächt ist, je näher die Bindegewebsfaser sich dem Epithel befindet. Siehe Abbildung 11, Tafel XXIV. Hatteria, Rückenhaut. (Embryonale Achromie.) Man kann Fasern verfolgen, besonders in den Schuppen, bei welchen auf weite Strecken hin die Färbbarkeit für sämtliche collagenen Farbstoffe, auch für Mallory-

Stöhrsche und Unnasche Säurefuchsinfärbung eine sehr schwache, fast unmerkbare geworden ist. Auf beistehenden schematischen Abbildungen Fig. 3 und 4 sehen wir das Verhalten solcher Fasern ebenfalls erläutert. Die Bindegewebsfasern bieten das Aussehen von Hyalinfasern dar oder haben eine diffus verwaschene, sehr blasse collagene Färbung (präcollagenes Stadium). Dabei fangen oft einzelne Fibrillen eines Bindegewebsbündels im Verlauf zu den tieferen Partien der Cutis bereits früher an sich zu färben. Namentlich färben sich die feineren Randfibrillen eines Bindegewebsbündels oft schon höher oben in der Nähe der Epithelgrenze, während die übrigen Fibrillen ungefärbt bleiben. Gerade wie wir dickere Bindegewebsbündel vom basalen Epithelsaum entspringen sehen, so sehen wir auch oft kollagenfreie, feinste Bindegewebsfibrillen meist von zipfelförmig gestalteten Ausläufern der basalen Epidermiszellen abgehen und sich zu einem feinen Netze verbinden, welches wenig oder gar nicht färbbar ist. (Siehe Hatteria, Abbildung 11, Taf. XXIV. Agama inermis, Abbildung 9, Taf. XXIV.) In allen diesen Fällen der Collagenbildung erscheint natürlich die collagene Abgrenzung der Cutis von der Epidermis als eine fehlende oder unvollkommene. In Bezug auf die des Collagens entbehrenden Bindegewebsbündel möchte ich annehmen, dass dieselben einer unvollkommenen Differenzierung des Protoplasma zu Bindegewebe ihre Entstehung verdanken und chemisch vielleicht mit dem Hyalin verwandt sind."

Auch ich habe gezeigt, dass bei den Vögeln manchmal nur einzelne bindegewebige Fasern, die in unmittelbarer Nähe lebhaft rot gefärbter lagen, gar nicht oder nur sehr wenig das Säurefuchsin aufnahmen. Dann wieder waren es im Gegensatze dazu ganze grössere Abschnitte des Bindegewebes, ja manchmal das gesamte in den Schnitten enthaltene Bindegewebe, welches eine mangelnde oder aber vollkommen fehlende Affinität zu dem Säurefuchsin besass. Diese Partien blieben entweder farblos oder aber färbten sich häufig durch die Pikrinsäure gelb.

Darin besteht zwischen Krauss und mir ebenfalls Übereinstimmung, dass wir an jenen Stellen, an denen das Säurefuchsin versagte, noch mit der Methode von Mallory-Stöhr eine positive Färbung erzielen konnten. Ich hebe hier aber nochmals ganz besonders hervor, dass die Färbung nach Freeborn bei

Vorbehandlung der Präparate mit reiner Müllerscher Flüssigkeit oder einem Gemisch von ihr und Formol im Verhältnisse 9:1 die allerglänzendsten Resultate ergab. Krauss gibt an, dass seine Färbungen am besten nach der Fixierung in Zenkerscher Flüssigkeit ausfielen. Möglich ist es, dass hier das in ihr enthaltene Kaliumbichromat das Gelingen der Färbungen in günstigem Sinne beeinflusste. Ich muss nach meinen Erfahrungen, da ich die Zenkersche Flüssigkeit nur relativ selten anwendete, der Mischung Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1 entschieden den Vorzug geben. Es wäre nun im höchsten Grade interessant, zu erfahren, wie sich das fibrilläre Bindegewebe der von Krauss untersuchten erwachsenen Exemplare bei Fixierung der Haut in der Müller-Formollösung den verschiedenen Farbstoffen, insbesondere aber jenem von Freeborn gegenüber verhalten würde.

Krauss gelangt infolge seiner embryologischen Untersuchungen zu dem Schlusse, dass alle jene bindegewebigen Fasern und Faserbündel, welche beim erwachsenen Tiere eine geringe oder fehlende Affinität zu dem Säurefuchsin besitzen, zeitlebens einen embryonalen Charakter bewahren. Den Begriff des Kollagens fasst Krauss etwas anders, als dies Unna zufolge der Fall wäre. Er sagt auf Seite 346: „Ich werde im weiteren Verlaufe der Arbeit der Einfachheit halber stets unter collagener Beschaffenheit des Gewebes die Eigenschaft desselben verstehen, die Fuchsinfärbung anzunehmen, wenn auch, wie ich wohl weiss, beide Ausdrücke sich nicht immer genau entsprechen."

Es ist nun sehr verlockend, die Auffassung von Krauss auch dem färberischen Verhalten des fibrillären Bindegewebes der Vögel zugrunde zu legen. Dennoch bestimmen mich mehrere Gründe, vorläufig von einer Erklärung ganz abzustehen und einfach die beobachteten Tatsachen aufzuzählen. Vor allem fehlen mir diesbezügliche embryologische Untersuchungen, die mich zu einem Schlusse im Sinne von Krauss berechtigen würden. Dann wäre es doch höchst merkwürdig, wenn so ausgedehnte Abschnitte des fibrillären Bindegewebes, wie dies so oft beim Vogel vorkommt, zeitlebens auf einer embryonalen Stufe der Entwicklung verharren sollten. Diese mit dem Säurefuchsin

schlecht oder gar nicht gefärbten Partien färbten sich überdies nach Mallory-Stöhr oder Freeborn grösstenteils tadellos und zeigten dabei meist eine normale Struktur. Dies ist der beste Beweis, dass es sich dabei nicht ausschliesslich um embryonale Verhältnisse handeln kann.

Ich bleibe daher vorläufig bei meiner im vorhergehenden abgegebenen ganz allgemein gehaltenen Annahme, dass bei den Vögeln uns noch unbekannte Ursachen die chemische Zusammensetzung des fibrillären Bindegewebes in einer ganz eigenen Art verändern. Seine besondere Farbreaktion bildet dann dafür einen deutlichen morphologischen Ausdruck.

Die von Krauss angewendeten Färbungsmethoden werde ich bei Gelegenheit auch bei den Vögeln anwenden und nicht verfehlen über die damit erzielten Resultate zu berichten, falls es mir gelingen sollte, mit ihnen noch bessere Erfolge als mit der Freebornschen Methode zu erreichen.

Literaturverzeichnis.

1. v. Brunn, A.: Ein Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues und der Entwickelungsgeschichte der Nebennieren. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 8. Bonn 1872.
2. Eberth, C. J.: Die Nebennieren. Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere. Von S. Stricker. Leipzig 1871.
3. Holmgren, E.: Beiträge zur Morphologie der Zelle. II. Verschiedene Zellarten. Wiesbaden 1904.
4. Kohn, A.: Über die Nebenniere. Prager medizinische Wochenschrift, Jahrg. 23, 1898.
5. Derselbe: Die Nebenniere der Selachier nebst Beiträgen zur Kenntnis der Wirbeltiernebenniere im allgemeinen. Arch. f. mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 53, 1898.
6. Derselbe: Die chromaffinen Zellen des Sympathicus. Anat. Anz., Bd. 15, 1899.
7. Derselbe: Über den Bau und die Entwickelung der sogen. Carotisdrüse. Arch. f. mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 56, 1900.
8. Derselbe: Chromaffine Zellen; chromaffine Organe; Paraganglien. Prager med. Wochenschrift, Jahrg. 27, 1902.
9. Derselbe: Die Paraganglien. Arch. f. mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 62, 1903.
10. Derselbe: Das chromaffine Gewebe. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Herausgegeben von Fr. Merkel und R. Bonnet. Bd. XII, 1902.

11. Kose, W.: Über das Vorkommen „chromaffiner Zellen“ im Sympathicus des Menschen und der Säugethiere. Sitzungsberichte des Deutschen naturw.-medizin. Vereines f. Böhmen „Lotos“. 1898, Nr. 6.
12. Derselbe: Uber das Vorkommen einer „Carotisdrüse“ und der „chromaffinen Zellen“ bei Vögeln. Anat. Anzg., Bd. XXII, 1902.
13. Derselbe: Über die „Carotisdrüse“ und das „chromaffine Gewebe“ der Vögel. Anat. Anzg., Bd. XXV, 1904.
14. Krauss, F.: Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen. Arch. f. mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 67, 3. Heft, 1905.
15. Mayer, Sigmund: Das sympathische Nervensystem. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 2, 1871.
16. Derselbe: Beobachtungen und Reflexionen über den Bau und die Verrichtungen des sympathischen Nervensystemes. Sitzungsberichte der K. Akadem. d. Wissensch. Wien, Bd. 66, III. Abt., 1872.
17. Derselbe: Die peripherische Nervenzelle und das sympathische Nervensystem. Arch. f. Psych. und Nervenkrankheiten, Bd. VI, 1876.
18. Derselbe: Demonstration und Bemerkungen über die Wirkungen der Farbstoffe Violett B und Neutralrot. Sitzungsberichte d. Deutsch. naturwissensch.-med. Vereines f. Böhmen „Lotos“. 1896.
19. Minervini, R.: Des Capsules surrénales développement-structure-fonctions. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. Paris 1904. Quarantième année.
20. Rabl, H.: Die Entwicklung und Structur der Nebennieren bei den Vögeln. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. XXXVIII. 1891.
21. Schaper, A.: Beiträge zur Histologie der Glandula carotica. Arch. f. mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. XL, 1892.
22. Soulié: Recherches sur le développement des capsules surrénales chez les Vertébrés supérieurs. 1ère Thèse. Paris 1903.
23. Verdun, P.: Dérivés branchiaux chez les Vertébrés supérieurs. Toulouse 1898.
24. Vincent, Swale: The Comparative Histology of the Suprarenal Capsules. Internation. Monatsschr. f. Anatomie und Physiologie. Bd. XV. 1898.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIV—XXVI.

Folgende Figuren wurden von Herrn Richard Scholz, Kunstmaler in Dresden ausgeführt: Sämtliche Figuren auf Taf. XXIV und XXVI und die Fig. 7, 8, 13a u. 13b auf Taf. XXV; die übrigen Fig. 9, 10, 11, 12, 14, 15 auf Taf. XXV habe ich selbst angefertigt.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Ein Zellballen farbloser chromaffiner Zellen aus dem Paraganglion suprarenale eines alten Kreuzschnabels (Loxia curvirostra). Müllersche Flüssigkeit 9: Formol 1. 5 μ.

Mallory-Stöhr. Zeiss, hom. Immersion 2. num. Ap. 1,30. Kompens.-Ok. 12. Tub. 160. Vergr. 1500.

Das gesamte Paraganglion, dem dieser Zellballen entstammt, setzte sich aus 6—8 solcher Zellballen zusammen. Das ganze Paraganglion lag mit der einen Seite einem aus gelben chromaffinen Zellen bestehenden Zellstrange des Paraganglion suprarenale, mit der zweiten einer grossen Vene, und mit der dritten der äusseren bindegewebigen Kapsel der sogen. „Nebenniere" (Paraganglion suprarenale + Nebenniere) von innen an. Die einzelnen Zellballen wurden von stärkeren oder schwächeren Fortsetzungen des Bindegewebes der Kapsel umhüllt. Die Kerne des gezeichneten Zellballens liegen in einem vollkommen einheitlichen leicht granulierten Protoplasma; nirgends ist ein Zerfall in einzelne Zellen wahrzunehmen. Für solche Paraganglien würde am besten der von Sig. Mayer für Amphibien und Reptilien vorgeschlagene Terminus „Kernnest" passen. Vergleichshalber ist hier eine Ganglienzelle aus einem benachbarten sympathischen Ganglion miteingezeichnet worden. In einigen anderen Zellballen waren die chromaffinen Zellen durch Bindegewebsfasern voneinander geschieden. Solche aus farblosen chromaffinen Zellen zusammengesetzte Paraganglien oder Zellballen lagen in innigster Verbindung mit den gelben chromaffinen Zellen in der ganzen Peripherie des Paraganglion suprarenale. Ferner durchsetzten sie die in der Nähe des letzteren befindlichen sympathischen Nerven und Ganglien, in analoger Weise, wie am Halse der Krähen.

Fig. 2. Ein kleines aus sieben farblosen chromaffinen Zellen aufgebautes Paraganglion aus dem grossen in der Nähe des Paraganglion caroticum befindlichen, sympatischen Ganglion einer alten Krähe (Corvus frugilegus). Müllersche Flüssigkeit 9: Formol 1. 5 μ. Mallory-Stöhr. Zeiss, hom. Immersion 2. num. Ap. 1,30. Kompens.-Ok. 12. Tub. 160. Vergr. 1500.

Das Paraganglion besass keine eigene bindegewebige Hülle, sondern wurde von den Nervenfasern des Ganglion allseitig und unmittelbar umgeben. Die Nervenfasern sind der Einfachheit wegen nicht erst gezeichnet worden. Die dunkler blauen Kerne (endonr. kr.) in der Peripherie gehören dem endoneuralen Bindegewebe an. Am linken Rande stiess eine Ganglienzelle (gz.) unmittelbar an das Paraganglion. Anordnung der Kerne wie in Fig. 1, Taf. XXIV. In der unteren Peripherie der Zellgruppe liegt ein mehr dreieckiger, dunkler blau gefärbter Kern (endonr. kr[1].), der aber, wie ein Vergleich der nächsten Serienschnitte zeigt, eigentlich länglich ist. Dieser Kern gehört zu einem schwächeren Faserzuge des endoneuralen Bindegewebes, der nach links oben zieht, und das Paraganglion in zwei ungleiche Hälften teilt.

Fig. 3. Ein aus farblosen chromaffinen Zellen zusammengesetztes Paraganglion vom rechten Vorhofe einer alten Saatkrähe (Corvus frugilegus). Müllersche Flüssigkeit 100 : Eisessig 5. 10 μ. Hämalaun 2 : Aq. dest. 1. Zeiss, Ap. 4. Kompens.-Ok. 6. Tub. 160. Vergr. 372.

Das aus mehreren Zellballen (zb.[1—5]) bestehende Paraganglion verbindet sich mit dem rechts befindlichen grossen sympathischen Nerven (sy. n.) in der Weise, dass das Epineurium (epnr.) des letzteren auch das ganze Paraganglion in Gestalt einer bindegewebigen Kapsel überzieht. Unten zweigt an der Grenze zwischen Nerv und Paraganglion ein nach oben rechts verlaufendes Septum vom Epineurium ab, das in diesem Schnitte das Paraganglion zum grössten Teil vom Nerven scheidet. Ganz oben aber ziehen Nervenfasern direkt in das Innere des Paraganglion. Das Septum besass in den anderen Schnitten noch mehrere Lücken, durch welche die Nervenfasern direkt in das Paraganglion zogen. Das Grundgewebe des letzteren, in welchem die einzelnen Zellballen ohne eine eigene bindegewebige Hülle liegen, besteht ausschliesslich aus sympathischen Nervenfasern, die nur die Fortsetzung des grossen Nerven (sy. n.) bilden. Der Zellballen (zb.[1]) und (zb.[4]) sind mehr kugelrund, die anderen (zb.[2],[3],[5]) sind bloss angeschnitten. Zahlreiche Kapillaren (kpl.) im Innern und in der Peripherie der einzelnen Zellballen. Man beachte die scharfen Konturen um manche chromaffine Zellen.

Fig. 4. Ein kleiner Abschnitt aus den Randpartien des Paraganglion caroticum einer alten Saatkrähe (Corvus frugilegus). Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 10 μ. Hämatoxylin (Delafield). Zeiss, Ap. 4. Kompens.-Ok. 6. Tub. 160. Vergr. 372.

Auch hier wird genau so wie in der Fig. 3, das Stroma, in welchem die ebenfalls vollständig hüllenlosen Zellballen (zb.[1—3]) liegen, ausschliesslich von zahlreichen sympathischen Nerven (sy. n.) zusammengesetzt, die von rechts, links und oben herbeiziehen. Diese Nerven verflechten sich gegenseitig aufs innigste. Ihr Epineurium (epnr.) bildet an der Oberfläche des ganzen Paraganglion eine gemeinsame bindegewebige Kapsel. An der mit einer Klammer und einem Kreuzchen (__+__) bezeichneten Stelle setzte sich das eigentliche zellige Parenchym des Paraganglion caroticum weiter fort. Gehalt der zwischen den Zellballen verlaufenden Nerven an vereinzelten farblosen chromaffinen Zellen (chrz.[1—4]) und kleinen von ihnen zusammengesetzten Gruppen (chrz. kr.). Gestalt der einzelnen Zellballen mehr länglich. Der Zellballen (zb.[3]) ist nur angeschnitten. Zahlreiche Kapillaren. Vollständige Übereinstimmung im Aufbaue mit Fig. 1. Man beachte besonders in Zellballen (zb.[2]) die scharfen Konturen um die einzelnen farblosen, oft wie leeren, chromaffinen Zellen.

Fig. 5. Ein Abschnitt aus dem grossen dem Paraganglion caroticum benachbarten sympathischen Ganglion einer alten Saatkrähe (Corvus frugilegus). Müllersche Flüssigkeit 9: Eisessig 5. 10 μ. Hämalaun 2 : Aq. dest. 1. Zeiss, Ap. 4. Kompens.-Ok. 6. Tub. 160. Vergr. 372.

Der Zellballen (zb.) liegt mitten im nervösen Grundgewebe des Ganglion und ist durch keine bindegewebige Hülle von ihm geschieden. Die Nervenfasern umspinnen den Zellballen nicht bloss unmittelbar von aussen, sondern dringen überall auch in sein Inneres. Das Ganglion enthielt noch zahlreiche andere solche Zellballen. Man beobachte auch hier die scharfen Konturen um die einzelnen farblosen chromaffinen Zellen. Vergl. diesbezüglich Fig. 3 und 4.

Fig. 6. Querschnitt durch die mit dem Epithelkörper (ep. kp.) verbundene bindegewebige Kapsel (bdg.) des Paraganglion caroticum einer erwachsenen Henne (Gallus domesticus) ♀. Müller 9 : Formol 1. van Gieson. 10 μ. Zeiss, Ap. 16. Kompens.-Ok. 4. Vergr. 62 (nur äussere Konturen), der feinere Faserverlauf eingezeichnet mit Zeiss, Ap. 8. Kompens.-Ok. 4. Vergr. 125.

Die bindegewebige Kapsel (bdg.) des Paraganglion caroticum bildet eine aus längs- und quer verlaufenden (qu.) bindegewebigen Bündeln und einzelnen Fasern zusammengesetzte rund-ovale Scheibe, die rechts neben dem Epithelkörper (ep. kp.) liegt. Die Faserbündel dieser Kapsel (bdg.) setzen sich in kontinuierlichem Zuge stielartig in einen im Epithelkörper befindlichen Hilus (hil.) fort. Zweigbündel von der bindegewebigen Kapsel (kps.) des Epithelkörpers biegen ebenfalls an den Rändern des Hilus (hil.) in diesen und verflechten sich dort mit den Fortsetzungen der bindegewebigen Kapsel (bdg.) des Paraganglion caroticum Die punktierte Linie innerhalb der Kapsel (bdg.) gibt die eigentliche Lage des später auftretenden Paraganglion caroticum an. Dieses ist durch seine Kapsel beerenartig an den Epithelkörper (ep. kp.) angeheftet.

Tafel XXV.

Fig. 7. Übersichtsbild über die Lage des Paraganglion caroticum einer jungen, dem Neste entnommenen, gerade ausgefiederten Wasseramsel (Cinclus aquaticus) im Innern des Epithelkörpers (ep. kp.). Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 10 μ. Cochenille-Alaun. Zeiss, Ap. 8. Kompens.-Ok. 4. Tub. 160. Vergr. 125. Einige Details wurden eingezeichnet mit Ap. 8. Kompens.-Ok. 8. Tub. 160. Vergr. 250.

Der Hilus des Epithelkörpers (ep. kp.) wird vollständig von einem ausschliesslich aus sympathischen Nerven gebildeten Geflechte ausgefüllt, das verschieden viele zu Ballen vereinte farblose chromaffine Zellen enthält (zb.[1—4]). Das Nervengeflecht entsteht haupt-

sächlich durch Auflösung des grösseren von rechts her in den Hilus (hil.) ziehenden sympathischen Nerven (sy. n.). Dieser verflicht sich mit zahlreichen anderen, kleineren sympathischen Nerven, die schon vor ihm in den Hilus einbogen. Die Nerven sind teils im Längs- teils im Querschnitte getroffen (n. qu.). Die Figur enthält fünf grössere und drei kleinere solcher Nervenquerschnitte. Oben rechts ist einer von ihnen mit (n. qu.) näher bezeichnet. Mitten in dem aus Nerven zusammengesetzten Grundgeflechte liegen in vollkommen analoger Weise wie bei den Krähen erst wenige, dann gehäufte Ballen (zb.) der farblosen chromaffinen Zellen. Diese besitzen keine eigene bindegewebige Hülle, sondern werden von den sympathischen Nervenfasern (sy. n.) unmittelbar eingeschlossen und dann auch durchzogen. Das epineurale Bindegewebe des grossen sympathischen Nerven (sy. n.) bildet im Innern des Hilus an der Grenze zwischen dem Epithelkörper und Paraganglion caroticum eine ganz dünne Kapsel um das letztere. Der grosse sympathische Nerv (sy. n.) enthält vor seinem Eintritt in den Epithelkörper in seinem Innern ein grösseres Paraganglion (zb.[5]). Dieses setzte sich aus mehreren Untergruppen zusammen. Ein kleiner Zellballen (zb.[6]) liegt an dieser Stelle dem Nerven nur von aussen an.

Fig. 8. Hälfte des Zellballens (zb.[5]) und Zellballen (zb.[6]) dieser Wasseramsel. Zeiss, Ap. 4. Kompens.-Ok. 6. Tub. 160. Vergr. 372.

Der Zellballen (zb.[5]) erfüllt den Nerven an dieser Stelle fast vollständig. Er besitzt keine eigene bindegewebige Hülle. Die Nervenfasern umgeben den Zellballen allseitig und dringen auch überall in sein Inneres. Die dunkeln kleinen und länglichen Kerne, die im Zellballen zwischen den chromaffinen Zellen liegen, sind ausschliesslich Kerne des endoneuralen Bindegewebes. Kerne der farblosen chromaffinen Zellen, gross, rund, meist mit einem grossen Kernkörperchen. Man beachte auch hier die scharfen Konturen um einzelne chromaffine Zellen und die oft leeren Zellhöfe. Die scharfen Konturen werden gerade so wie bei den Krähen und allen anderen Vögeln durch Fasern des endoneuralen Bindegewebes erzeugt.

Fig. 9—12 stammen von derselben alten Saatkrähe (Corvus frugilegus). Alle Schnitte waren nach Mallory-Stöhr gefärbt worden. Sämtliche Figuren sind mit der hom. Immersion (Zeiss) 2. num. Ap. 1,30, Kompens.-Ok. 12, Tub. 160, Vergr. 1500, gezeichnet. Müller sche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 5 μ. (Der Einfachheit wegen wurden diese Figuren bloss schwarz ausgeführt.)

Fig. 9. Querschnitt durch ein kleines sympathisches Nervchen Die eine Hälfte wird von marklosen Nervenfasern, die andere von drei farblosen chromaffinen Zellen (chrz.[1—3]) eingenommen. Die Zelle 1 und 2 werden durch eine vom Epineurum ab-

zweigende Bindegewebsfaser voneinander geschieden. Diese ist ob ihres welligen Verlaufes nur bruchstückweise zu sehen. Die Zellen 2 und 3 sind syncytial verschmolzen.

Fig. 10. Partie aus dem Zentrum eines Zellballens des Paraganglion caroticum. Direkte Fortsetzungen des endoneuralen Bindegewebes der in der Peripherie des Zellballens gelegenen sympathischen Nerven, umgeben in Gestalt dunkelblauer, wellig verlaufender Linien die einzelnen chromaffinen Zellen (chrz.[1—7]). Die starken schwarzen Linien sind meist keine einzelnen Bindegewebsfasern, sondern dichtestens zusammengedrängte allerfeinste Faserbündel. In der Figur ist nur ein Teil des bindegewebigen Netzes wiedergegeben. Das Plasma fast aller chromaffinen Zellen ist schlecht fixiert, besonders in den Zellen (chrz.[3],[4],[5]). Eine vakuolenartige vollkommen leere Stelle (vak.) in der Zelle (chrz.[3]). Vergl. damit die Zelle (chrz.[2]) in Fig. 11 derselben Tafel. Die Kerne der chromaffinen Zellen enthalten ein grosses Kernkörperchen. Dieses zerfällt in den Zellen (chrz.[3],[4],[6]) in mehrere kleine Partikelchen. Diese liegen entweder in einer heller gefärbten, mehr homogenen Grundmasse, lose nebeneinander, oder sind durch allerfeinste fädige Brücken miteinander verbunden. Vergl. hier den Kern der chromaffinen Zelle (chrz.) (Fig. 2, Taf. XXIV), welche diese Struktureigentümlichkeit noch deutlicher zeigt. Eine analoge Zusammensetzung besitzen oft die Kernkörperchen der sympathischen Ganglienzellen. (Vergl. den Kern [kr.] der Ganglienzelle in Fig. 2, Taf. XXIV.)

Fig. 11. Randpartie aus einem Zellballen des Paraganglion caroticum derselben alten Krähe (Corvus frugilegus).

Ein hüllenloser sympathischer Nerv (sy. n.) umgibt unmittelbar den ebenfalls hüllenlosen Zellballen; direkte Fortsetzungen des endoneuralen Nervenbindegewebes dringen zwischen die einzelnen chromaffinen Zellen (chrz.[1] und chrz.[4]). Am oberen Rande dieser Zellen liegt ein vom endoneuralen Bindegewebe gebildetes Maschenwerk. Es handelt sich um den Querschnitt markloser Nervenfaserbündel (n. qu.). Am unteren Rande der chromaffinen Zellen (chrz.[1] und chrz.[4]), sowie links von der chromaffinen Zelle (chrz.[3]) wiederum Querschnitte markloser Nervenfaserbündel (n. qu.[1—3]). Die Querschnitte der marklosen Nervenfaserbündel selbst erscheinen dabei als mattgraue, im Innern der bindegewebigen Maschen gelegene, verwaschene Fleckchen (siehe n. qu.[1]). Die schwarzen, ganz im endoneuralen Bindegewebe vergrabenen Pünktchen sind Querschnitte von Bindegewebsfasern. Sämtliche zwischen den farblosen chromaffinen Zellen gelegene Kerne gehören dem endoneuralen Bindegewebe an. Nur der Kern (a) ist fast in seiner ganzen Ausdehnung zu sehen, bei den anderen handelt es sich um verschiedene, teils wirkliche, teils optische Durchschnitte durch ähn-

liche, längliche Kerne. Die farblosen chromaffinen Zellen zeigen denselben Bau wie in Fig. 9, 10, 12, 15.

Fig. 12. Randpartie aus einem anderen Zellballen des Paraganglion caroticum derselben Krähe. Auch hier dringen direkte Fortsetzungen des endoneuralen Bindegewebes zwischen die einzelnen farblosen chromaffinen Zellen (chrz.[2], [4], [5]), und umgeben jede für sich in Gestalt weiter Maschen. Die chromaffine Zelle (chrz.[3]) wird in gleicher Weise von diesen Fortsetzungen des endoneuralen Bindegewebes eingehüllt. In der chromaffinen Zelle (chrz.[2]) und in der zwischen ihr und der Zelle (chrz.[4]) gelegenen Zelle (die keine nähere Bezeichnung trägt) fehlen die Kerne. Diese lagen erst im nächsten Schnitte. Diese kernlosen Zellen bilden daher vom endoneuralen Bindegewebe begrenzte, nur mit spärlichem Plasma erfüllte Felder. Mitten unter den marklosen Nervenfasern des sympathischen Nerven (sy. n.) liegt eine ganz vereinzelte chromaffine Zelle (chrz.[1]), deren Plasma fast ganz geschwunden ist. Neben der Zelle (chrz.[2]) ein Querschnitt markloser Nervenfasern (n. qu.). Sämtliche zwischen den chromaffinen Zellen befindlichen Kerne gehören dem endoneuralen Bindegewebe an. Die unbezeichnete kernlose chromaffine Zelle wird von ihnen kapselartig zum grossen Teile eingehüllt. Die mit einem Stern (*) bezeichneten zwei Kerne sind in ihrer ganzen Ausdehnung zu sehen, die anderen stellen auch in dieser Figur nur optische oder wirkliche Durchschnitte durch ähnliche, längliche Kerne dar. Die Kerne des endoneuralen Bindegewebes im Nerven erscheinen je nachdem sie mehr von der Fläche oder der Kante aus gesehen werden in verschiedener Gestalt und Grösse. (Vergl. hier auch die Fig. 10, 11.) Ganz abgesehen von solchen Kernen gibt es eine Anzahl, die tatsächlich verschieden gross und gestaltet sind. (Text Seite 686—688.)

Fig. 13a. Paraganglion caroticum caudale einer jungen Drossel (Turdus musicus). Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 10 μ. Cochen.-Alaun. Zeiss, Ap. 4. Komp.-Ok. 6. Tub. 160. Vergr. 372.

Das länglich-ovale Paraganglion lag bloss in der Nähe des kaudalen Epithelkörpers. Das Paraganglion war von sympathischen Nerven (sy. n.) vollständig eingehüllt, die auch in sein Inneres eindrangen. Eine Zerfällung des Paraganglion durch das endoneurale Bindegewebe oder die Nerven in einzelne Untergruppen ist hier nur angedeutet. Das eigentliche, grosse Paraganglion caroticum lag in analoger Weise wie bei der Wasseramsel ganz im Innern des kranialen Epithelkörpers.

Fig. 13b. Ein Zellballen aus dem kranialen Paraganglion caroticum derselben Drossel. Dieselbe Fixation und Vergrösserung.

Ein Vergleich mit Fig. 13a, ferner Fig. 8 derselben Tafel und auch Fig. 3—5, Taf. XXIV, zeigt, dass alle diese Paraganglien

oder Zellballen (zb.) aus denselben farblosen chromaffinen Zellen aufgebaut sind. Man beachte auch hier die scharfen Konturen um die einzelnen Zellen.

Fig. 14. Sympathischer Nerv von derselben alten Krähe (Corvus frugilegus). Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 10 μ. Hämatoxylin (Delafield). Zeiss, hom. Immersion 2. num. Ap. 1,30. Tub. 160. Vergr. 1500.

Vier von der Fläche aus gesehene grosse Kerne des endoneuralen Bindegewebes (A. B. C. D.). E ist ein von der Kante aus gesehener Kern, F ein Durchschnitt durch einen solchen. (Text Seite 686—688.)

Fig. 15. Sympathischer Nerv mittleren Kalibers einer anderen alten Krähe (Corvus frugilegus). Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. Hämatoxylin (Delafield). van Gieson. 5 μ. Zeiss, Ap. 2. num. Ap. 1,30. Tub. 152. Vergr. etwas geringer als 1500.

Ein aus acht Kernen (oder Zellen) bestehender Ballen liegt mitten im Innern des Nerven. Der Ballen besitzt keine eigene bindegewebige Hülle, sondern wird von den marklosen Nervenfasern direkt eingehüllt. Nur am oberen Rande des Zellballens dringt ein ganz dünner Nervenfaserzug in sein Inneres und trennt eine chromaffine Zelle vom übrigen Ballen ab. Die anderen sieben Kerne liegen dichtgedrängt in einer vollkommen einheitlichen protoplasmatischen Grundmasse. Diese syncytiale Anordnung ist genau dieselbe, die Sig. Mayer schon vor langer Zeit bei Beschreibung seiner „Kern- oder Zellennester" hervorhebt. Links oben liegt den Kernen des Zellballens ein lichter, länglicher Kern an (endonr. kr.[1]), der dem endoneuralen Bindegewebe angehört und nicht mit den Kernen der chromaffinen Zellen zu verwechseln ist. Vergl. mit diesem Kern (endonr. kr.[1]) den Kern (endonr. kr.[2]).

Tafel XXVI.

Fig. 16. Ein Teil der Urnierenreste einer jungen noch blinden Nestkrähe (Corvus frugilegus). Müller 9 : Formol 1. 10 μ. Cochenille-Alaun. Zeiss, Ap. 8. Kompens.-Ok. 6. Tub. 160. Vergr. 187.

Gibt eine Übersicht über die Lage der gelben chromaffinen Zellen im Innern der Urnierenreste. Diese bilden einen stumpfdreieckigen Körper, der aus einem sehr kernreichen Bindegewebe (bdg.[1]) und einer Anzahl von Urnierenkanälchen (urn. knl.) zusammengesetzt ist. Zahlreiche Kapillaren (kpl.) liegen um diese herum. Oben links und rechts wird die Urniere von lockerem Bindegewebe (bdg.[2]) umgeben, das an der mit drei Kreuzchen (+++) bezeichneten Stelle eine Abhebung von der Urniere, infolge der Präparation zeigt. In der stumpfen Spitze der letzteren liegt ein grösseres aus mehreren Untergruppen zusammengesetztes Para-

ganglion (pg.[1]). Die chromaffinen Zellen seiner rechten Hälfte sind strangförmig angeordnet. Ein kleines Paraganglion (pg.[2]) findet sich noch in der äussersten Peripherie des rechten Urnierenrandes. Die Paraganglien liegen bei manchen Vögeln noch tiefer in der Urniere, als es hier gezeichnet ist, auch sind sie stellenweise noch zahlreicher. Mehrere kleinere Paraganglien in dem lockeren peripheren Bindegewebe (bdg.[2]), sowie vereinzelte sympathische Ganglienzellen (gz.), Venen (ven.) und Arterien (art.). Die in der Urniere befindlichen Paraganglien standen in keinem Zusammenhange mit sympathischen Nerven.

Fig. 17. Ein Teil eines sympathischen Ganglion mit zugehörigem Nerv aus dem untersten Teil des Plexus rectalis einer noch blinden Nestkrähe (Corvus frugilegus). 3% reines Kaliumbichromat 9 : Formol 1. 10 μ. Cochenille-Alaun. Zeiss, Ap. 4. Kompens.-Ok. 6. Vergr. 372.

Diese Figur soll hauptsächlich nur zeigen, dass die farblosen chromaffinen Zellen auch im sympathischen Nervensystem des Abdomen vorkommen. An der Verbindungsstelle eines grösseren Nerven (sy. n.) mit dem Ganglion (gz.) liegt noch ganz im ersteren vergraben ein kleines aus farblosen chromaffinen Zellen bestehendes Paraganglion (pg.) in Gestalt eines Zellballens. Nur ganz vereinzelte braungelbe chromaffine Zellen (chrz.) sind den farblosen beigemengt. In dem lockeren Bindegewebe an der unteren Seite des sympathischen Nerven (sy. n.) eine Arterie (art.) und zwei Venenquerschnitte (ven.). An der linken Seite des Paraganglion (pg.) eine Fortsetzung einer dieser Venen, an der rechten Seite eine Kapillare (kpl.).

Fig. 18. Kleines Paraganglion aus dem Innern eines Brustgrenzstrangganglion einer jungen, noch unbefiederten Nestdrossel (Turdus musicus). Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 10 μ. Cochenille-Alaun. Zeiss, Ap. 3. Kompens.-Ok. 8. Tub. 160. Vergr. 667.

Zeigt die für die chromaffinen Zellen so charakteristische Lage an einer Kapillare (kpl.). Diese zieht von rechts her in das Innere des Paraganglion und teilt sich dort gabelförmig. Das Lumen der Kapillare ist von den chromaffinen Zellen durch das zarte Gefässendothel (vielleicht noch wenige allerdünnste Bindegewebsfäserchen) getrennt. Die Endothelkerne (end. kr.) der Kapillare sind deutlich zu sehen. Das ganze Paraganglion lag mitten in dem nervösen Grundgewebe des Ganglion. Die Zeichnung gibt nach Möglichkeit die verschiedenen Nüancen in der Färbung des Plasmas und der Kerne der chromaffinen Zellen wieder. Am unteren Rande des Paraganglion liegen zwei violette Zellen (chrz.[1] und chrz.[2]) von denen eine einen grossen Kern hat. Dieser gleicht in jeder Be-

ziehung den Kernen der braunroten chromaffinen Zellen. (Näheres im Text Seite 766.)

Fig. 19. Partie aus der Niere einer ganz jungen Nestdrossel (Turdus musicus). Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 10 μ. Cochen.-Alaun. Zeiss, Ap. 4. Komp.-Ok. 4. Tub. 160. Vergr. 250.

Am rechten Rande der Zeichnung verläuft eine grosse Vene (ven.), die sich in das Innere der Niere begibt und allseitig vom Nierenparenchym eingehüllt war. Von dieser Vene ist nur die linke Wand gezeichnet, nach rechts von dieser ist das Venenlumen (lum.) zu denken. In der Venenwand selbst liegt ein kleines Paraganglion (pg.[1]), welches bis an das Endothel unmittelbar heranreicht. Etwas weiter nach links, in dem lockeren Bindegewebe, ein zweites, kleines, mit sympathischen Nerven (sy. n.) in Verbindung stehendes Paraganglion (pg.[3]). Noch weiter nach links und oben liegt im Anschlusse an ein kleines sympathisches Ganglion (sy. gz.) ein aus mehreren Untergruppen zusammengesetztes, grösseres Paraganglion (pg.[2]). Es erstreckt sich teilweise zwischen die Nierenkanälchen (nr. knl.) hinein. Das grosse Paraganglion (pg.[2]) war 1 mm von der Oberfläche der Niere entfernt gewesen, aber auch die anderen Paraganglien waren ganz im Nierenparenchym vergraben.

Fig. 20a. Ein peripheres Paraganglion aus dem Bindegewebe von der Vorderfläche der Bauchwirbelsäule einer noch blinden Nestkrähe (Corvus frugilegus). Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 10 μ. Cochenille-Alaun. Zeiss, Ap. 4. Kompens.-Ok. 6. Tub. 160. Vergr. 372.

Dieses Paraganglion setzte sich ausschliesslich aus goldgelben, chromaffinen Zellen zusammen, die durch Bindegewebe (bdg.) und Kapillaren (kpl.) in eine Anzahl verschieden gestalteter Zellballen (zb.[1—7]) eingeteilt waren. Das Paraganglion wurde durch Bindegewebe an seiner Oberfläche zum grössten Teil eingehüllt (bdg.). Es stand in gar keinem Zusammenhange mit dem sympathischen Nervensystem. Die chromaffinen Zellen färbten sich nicht im mindesten durch das Cochenille.

Fig. 20b. Ein Teil des Zellballens (zb.[1]) aus der Fig. 20a. Zeiss, Ap. 3. Kompens.-Ok. 8. Tub. 160. Vergr. 667.

Das Plasma bildet ein fast überall zusammenhängendes, kleinmaschiges Netzwerk, das keine Granula enthält. Die chromaffinen Zellen bilden hier ein kernhaltiges Syncytium. Nur um wenige Kerne herum sieht man in Form etwas stärkerer plasmatischer Fädchen eine Andeutung einer Zellabgrenzung. Die Kerne sind meist kugelrund und heller oder dunkler violett. Nur wenige zeigen eine verwaschene Innenstruktur, die anderen bilden strukturlose Kreise resp. Scheiben. Vergl. damit die violetten chromaffinen Zellen in den Fig. 22a und b derselben Tafel, die mit

Ausnahme ihrer Farbe, den goldgelben chromaffinen Zellen sehr ähnlich sind. (Alles Nähere Text Seite 769—773.)

Fig. 21. Hälfte eines grossen, dem Paraganglion suprarenale und der Nebenniere benachbarten, sympathischen Ganglion einer noch blinden Nestkrähe (Corvus frugilegus). Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 10 „. Cochenille-Alaun. Zeiss, Ap. 8. Kompens.-Ok. 6. Tub. 160. Vergr. 187.

Die punktierte Linie am oberen Rande der Zeichnung gibt die Durchschnittsrichtung durch das Ganglion an. Die zahlreichen Paraganglien sowie einzelnen chromaffinen Zellen sind durch das ganze Ganglion verstreut. Das Paraganglion (pg.[1]) liegt in der äußersten Ganglionperipherie und ragt später aus dem letzteren weit hinaus. Besonders das Paraganglion (pg.[2]), aber auch das Paraganglion (pg.[3]) zeigen deutlich die unmittelbare Lage des chromaffinen Gewebes an Kapillaren und einer kleinen Arterie, die in so hohem Maße für die chromaffinen Zellen charakteristisch ist.

Fig. 22a. Ein kleines, frei im Bindegewebe des Abdomen, in der Nähe einer kleinen Arterie gelegenes Paraganglion einer noch blinden Nestkrähe (Corvus frugilegus). Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 10 „. Cochenille-Alaun. Zeiss, Ap. 4. Kompens.-Ok. 6. Tub. 160. Vergr. 372.

Das Paraganglion besteht nur zur Hälfte aus braunrot gefärbten typischen chromaffinen Zellen. Die braunrote Farbe ist mit möglichster Genauigkeit wiedergegeben. Die zweite Hälfte des Paraganglion wird von violetten Zellen gebildet, die kleine Kerne haben. Die Scheidung zwischen diesen beiden Zellgruppen besorgt ein dünnes, bindegewebiges Septum (bdg.[1]) das von der äusseren, gemeinsamen bindegewebigen Kapsel (bdg.) nach oben zieht. Am oberen Rande des Paraganglion vermischen sich die violetten und braunroten Zellen direkt miteinander, weil das Septum (bdg.[1]) nicht bis ganz hinauf reicht. Ich fasse diese violetten Zellen (vlt. chrz.) ebenfalls als chromaffine auf. Die nähere Begründung ist im Texte, Seite 764—773, nachzulesen.

Fig. 22b. Diese Figur gibt einen Teil der aus den violetten chromaffinen Zellen (vlt. chrz.) bestehenden Partie des Paraganglion der Fig. 22a wieder. Zeiss, Ap. 3. Kompens.-Ok. 8. Tub. 160. Vergr. 667.

Fast alle Kerne sind kugelrund und mehr minder lebhaft violettrot. Ihre Innenstruktur ist nur bei einigen von ihnen angedeutet und fehlt einer grossen Anzahl von ihnen. Diese Kerne bilden vollständig leere mattere Scheiben. Sämtliche Kerne waren nicht scharf konturiert. Das Plasma ist nur um einzelne Kerne herum in Gestalt abgegrenzter, mehr homogener Partien angeordnet. Sonst setzt es ein fast überall zusammenhängendes feines Netzwerk zusammen, dessen Lücken meist leer sind. Die ein-

zelnen Kerne sind in dem plasmatischen Netzwerke ganz unregelmässig verstreut.

Fig. 23. Ein Stück aus der Tunica media und adventitia der Aorta abdominalis einer noch blinden Nestkrähe (Corvus frugilegus). Müllersche Flüssigkeit 9 : Formol 1. 10 %. Cochenille-Alaun. Zeiss, Ap. 4. Kompens.-Ok. 6. Tub. 160. Vergr. 372.

Von der Media sind nur ca. die äusseren zwei Drittel gezeichnet. Die Adventitia ist an der mit zwei Kreuzchen (+ +) bezeichneten Stelle infolge der Präparation abgehoben. In der Media liegt ein grösseres Paraganglion, das sich durch eine feine Spalte in der ersteren in die Adventitia fortsetzt und dort ebenfalls zu einer kleineren Zellgruppe anschwillt. Das ganze Paraganglion besass demnach Hantelform. Der dünne Verbindungsstiel der in der Media und Adventitia gelegenen grösseren Partien ist in der Zeichnung nicht zu sehen. Dafür bemerkt man ganz gut die spärlichen Lagen der Media (med.+), unter welchen der Stiel liegt. Das Paraganglion stand in keinem Zusammenhange mit sympathischen Nerven. Es machte auch hier den Eindruck, als ob die chromaffinen Zellen wenigstens teilweise syncytial angeordnet gewesen wären. Zahlreiche Vakuolen (vak.) im Zellplasma.

Inhaltsübersicht.

	Seite	
1. Einleitung	563	Bd. 69, Heft 3.
2. Material	570	
3. Methoden	572	
4. Besprechung der einschlägigen Literatur	577	
5. Das Paraganglion suprarenale und die Nebenniere	579	
A. Histologie des Paraganglion suprarenale	579	
B. Grundzüge im Aufbaue der Nebenniere	600	
C. Cytologie des Paraganglion suprarenale	622	
6. Das Paraganglion caroticum	665	Bd. 69, Heft 4.
I. Das Paraganglion caroticum der Krähen	665	
A. Histologie	665	
B. Cytologie	699	
C. Schlussbetrachtungen und Zusammenfassung	702	
II. Das Paraganglion caroticum der Hühner	707	
III. Das Paraganglion caroticum der Wasseramsel	719	
IV. Schlussbetrachtungen	730	
V. Tabellarische Zusammenstellung	738	
VI. Zusammenfassung der wichtigsten Befunde	746	
7. Sämtliche Fundstätten der übrigen Paraganglien, die entweder mit dem sympathischen Nervensystem geweblich verknüpft, oder aber von ihm losgelöst sind	749	
I. Die Grenzstränge und die peripheren Abschnitte des sympathischen Nervensystems	749	
II. Urnierenreste	756	
III. Ovarium	758	
IV. Hoden	760	
V. Niere	760	
VI. Die Wandungen der verschiedensten abdominalen Arterien und Venen	761	
VII. Frei im Bindegewebe gelegene Paraganglien	763	
VIII. Cytologie	764	
IX. Schlussbetrachtungen	768	
8. Nachtrag	773	
Literaturverzeichnis	777	
Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI—XXIII (Bd. 69, Heft 3)	657	
Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIV—XXVI (Bd. 69, Heft 4)	778	

Über den Zusammenhang der Epithelzellen des Darmes.

Von

Dr. **Theodor Schaeppi,** Zürich.

Hierzu Tafel XXVII.

Nachdem Ogneff (Biolog. Zentralbl. 1892), Th. Cohn (Anat. Hefte, Bd. 6) und E. W. Carlier (La cellule, T. 11) übereinstimmend behauptet hatten, dass die Zylinderzellen des Magens ebenso durch Interzellularbrücken, welche eine flüssige Zwischensubstanz durchsetzen, zusammenhängen wie die Pflasterepithelzellen und nachdem Kolossow (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 52) auch zwischen den Epithel- und Drüsenzellen des Darmes Interzellularbrücken beschrieben hatte, erhoben sich neuerdings gewichtige Stimmen gegenüber diesen Angaben: V. v. Ebner schreibt in Köllikers Handbuch der Gewebelehre S. 155: „Ich habe mich von der Existenz der Interzellularbrücken (des Magenepithels, Ref.) bisher nicht überzeugen können und glaube, dass Schrumpfungen (es handelt sich um dünnste Paraffinschnitte) und andere Täuschungen hier ins Spiel kommen" und auf S. 184: „Die Verbindung der Epithelzellen (des Darmes, Ref.) untereinander soll nach neueren Angaben (Kolossow, Ref.) gerade so wie im Magen durch Interzellularbrücken hergestellt sein; eine Behauptung, von deren Richtigkeit ich mich ebensowenig überzeugen konnte, wie beim Magenepithel."

Oppel (Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. IX), schliesst sich der Frage v. Ebners an, ob die Interzellularbrücken nicht durch die bei der Methode Kolossows eintretende Schrumpfung vorgetäuscht werden, indem er bemerkt: „Diese Frage erscheint mir um so berechtigter, als Kolossow nicht nur zwischen den Drüsenzellen, sondern auch zwischen den Leberzellen und den Blutkapillaren Interzellularbrücken findet. Letztere Angabe Kolossows wird wohl noch bei manchem Forscher Anstoss erregen."

Zwar haben in neuerer Zeit De Kluyzen und Fermaat (Ergänzungshefte des anat. Anzeigers, Bd. XXIII), an der Basis der Magenepithelzellen Interzellularbrücken beobachtet, aber die

beiden Autoren sprechen sich über deren vitale Existenz sehr skeptisch aus und denken selbst daran „es könnten immerhin entweder postmortale Schrumpfungen oder aber agonale Kontraktionen oder Kombinationen von beiden sein“ (Ref. nach Oppel: Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. XIV).

Wenn nun einerseits schon bezüglich des Vorkommens von Interzellularbrücken im Darmepithel überhaupt entgegengesetzte Ansichten herrschen, so gehen andererseits bei denjenigen Autoren, die solche Brücken beschrieben haben, die Meinungen erst recht auseinander bezüglich der Gestalt und des Charakters dieser Verbindungen: Während Ogneff, Carlier und Cohn in Wort und Bild die Brücken als einfache protoplasmatische Fäden darstellen, sieht Kolossow in denselben nur die optischen Querschnitte von zwischen den Zellen ausgespannten Protoplasmalamellen. Lassen wir hier die diesbezüglichen Angaben dieses Autors folgen (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 52): „Was die Natur der Interzellularbrücken der Epithelgewebe anbetrifft, so erscheinen sie bei meiner Behandlungsmethode fast überall mit Ausnahme des geschichteten Pflasterepithels als ein System anastomosierender Scheidewände, welche sich zwischen den zugewandten Seitenflächen der Zellen befinden und eine Art unmittelbarer Fortsetzung der peripherischen verdichteten Schicht der Protoplasmafilarmasse derselben darstellen, sodass man es hier streng genommen nicht mit eigentlichen Brücken zwischen den in der Nachbarschaft nebeneinander gelegenen Zellen, sondern mit einer Schichte dünnwandiger, wohl miteinander stellenweise kommunizierender Alveolen zu tun hat, deren Scheidewände auf dem Querschnitte als faden- oder strangförmige Brücken, auf der Flächenansicht aber als zartes Maschwerk erscheinen, wie es neuerdings Fr. E. Schulze für das Hautepithel der lebenden jungen Amphibienlarven beschrieben hat.“ Da wo die Zellkörper mässig geschrumpft sind, treten nach Kolossow die lamellösen Brücken deutlich hervor, an den Stellen dagegen, wo die Zellen stark geschrumpft und daher weit auseinander getreten sind, sieht man an Stelle der lamellösen Brücken unregelmässige fäden- oder strangförmige Verbindungsbrücken, die augenscheinlich als Kunstprodukte aus den lamellösen Brücken entstanden sind durch partielles Zerreissen.

Wiederum in ganz anderer Darstellung erscheinen die Interzellularbrücken bei C. Camillo Schneider (Lehrb. d. vergl.

Histologie). Schneider unterscheidet primäre und sekundäre Brücken. Erstere spannen sich aus zwischen den parallelen peripheren Fasern (oder „Linen") zweier aneinander stossender Zellen und sind als Bildungsprodukte der den „Linen" eingelagerten Plasmakörner, den sogenannten „Desmochondren" zu deuten; sie finden sich an allen einschichtigen Epithelien, also auch den Darmepithelien, vor. Die letzteren, die sog. sekundären Brücken dagegen setzen sich in die „Linen-" oder Sarkfäden der Zellen fort, zeichnen sich meistens durch eine mittlere Anschwellung, das „Brückenkorn" aus und sind durch unvollständige Sonderung bei der Teilung der Zellen entstanden; sie finden sich in den mehrschichtigen Epithelien, also z. B. in der Haut der Vertebraten vor. Die primären Brücken, die uns hier allein interessieren, lässt nun Schneider in Wort und Bild dadurch aus den Desmochondren entstehen, dass die den peripheren Linen zweier benachbarter Zellen angehörenden Plasmakörner miteinander verkleben; je schmäler daher die Interzellularlücken, umso dicker die Brücken, je weiter die ersteren, um so dünner die letzteren. „Die Bedeutung der Körner (Desmochondren)" sagt Schneider bezüglich der Froschdarmepithelzellen (S. 795) „als zur Verklebung der Fäden (Linen, Ref.) dienend erhellt vor allem an der Peripherie der Zellen. Eine Membran fehlt durchaus; sehr schmale Interzellularlücken und -Brücken sind vorhanden. Es lässt sich mit Sicherheit der Nachweis führen, dass die Brücken von den Körnchen der peripher verlaufenden Fäden gebildet werden. Nirgends ist ein Ausstrahlen der Fäden selbst in die Brücken festzustellen; je schmäler die Interzellularlücken, desto schärfer treten die -Brücken hervor; fehlen die Lücken ganz, so wird die Zellkontur durch dunkle Punkte bezeichnet, die leicht zu schwarzen Linien zerfliessen, ganz besonders, wenn die zugehörigen Fäden in direkte Berührung getreten sind."

Angesichts aller dieser sich widersprechenden Angaben war eine erneute Untersuchung über den Zusammenhang der Darmepithelzellen ein gegebenes Thema. Es schien mir nun angezeigt, im Gegensatz zu den früheren Autoren, die ausnahmslos nur an feinen Paraffinschnitten untersucht hatten, diese Frage einmal an Macerationspräparaten zu prüfen und zwar aus folgendem Grund. Es war mir von gelegentlichen Untersuchungen an den Darmepithelien des Frosches und des Wassersalamanders her bekannt,

dass das von Carlier (l. c.) am Magenepithel der Katze beobachtete Verhalten der Epithelzellen auch für manche Stellen des Froschdarmes zutrifft, jenes Verhalten nämlich, dass die Epithelzellen nach unten zu gegen ihre Anheftungsstelle sich mehr oder weniger rasch zuspitzen und einen nach unten immer breiter werdenden Lymphraum zwischen sich frei lassen. Wenn nun die Angabe Carliers richtig ist, dass diese Lymphräume von zahlreichen nach unten hin immer länger werdenden Interzellularbrücken durchsetzt werden (vgl. die Fig. 8 u. 14 in Carliers Arbeit) so mussten offenbar diese Verhältnisse weit besser als an Querschnitten an Macerationspräparaten zutage treten.

Meine Untersuchungen betreffen die Darmepithelien des Frosches und der Maus. Zur Maceration benützte ich teils 5—10%ige Kochsalzlösung, teils Drittelalkohol, teils 1%ige Osmiumsäure, alle drei mit und ohne Essigsäurezusatz. Die vollkommensten Isolationen erhält man mit Ranviers Drittelalkohol, freilich auf Kosten der Brauchbarkeit der Präparate, indem hierbei ziemlich störende Schrumpfungen und Formveränderungen der Zellen auftreten. Am besten erwiess sich mir eine 1%ige Osmiumsäurelösung mit Zusatz von 0,1%iger Essigsäure nach folgendem Verfahren: kleinere Darmstückchen wurden aufgeschnitten mit der Serosaseite auf dünne Korkscheibchen aufgelegt, sorgfältig ausgebreitet und mit physiologischer Kochsalzlösung abgespült. Hierauf wurden die Korkstückchen mit der Präparatenseite nach unten in die Osmiumessigsäure gebracht und in derselben bei Lichtabschluss 12—16 Stunden belassen. Die Isolation war zwar bei dieser Methode keine so vollkommene wie bei Anwendung des Drittelalkohols oder der Kochsalzlösung, allein für die vorliegende Frage war es besser, wenn bei der Maceration die Zellen teilweise miteinander im Zusammenhang blieben und zudem traten bei dieser Methode weder Schrumpfung noch Quellung auf. Zur Färbung benutzte ich ausschliesslich eine stark verdünnte (burgunderrote) Lösung von Hämatoxylin Ehrlich, in welcher die Präparate 8—10 Stunden verblieben.

Sowohl an Macerationspräparaten als auch an dünnen Schnitten ergiebt sich der Befund, dass die Darmepithelzellen des Frosches von sehr wechselnder Form sind (vgl. Fig. 1): da sehen wir erstens Zellen von ungefähr prismatischer Gestalt, deren Seitenwände also parallel verlaufen, daneben solche, die von abgestutzt pyramidaler

Form entweder von oben nach unten allmählich breiter werden oder aber umgekehrt gleich den von Carlier (l. c.) beschriebenen Magenepithelzellen der Katze nach der Basis hin sich stielartig verschmälern, wobei sie, wo ihrer zwei oder mehrere nebeneinander liegen, einen nach unten immer breiter werdenden interzellularen Lymphraum zwischen sich lassen und die in der Nähe ihrer basalen Anheftungsstelle regelmässig wieder eine Verbreiterung erleiden. Ihrer Zahl nach sind die Zellen dieser Form weitaus die häufigsten. In dritter Linie stösst man hin und wieder auf Zelltypen, die nach unten in einen gespaltenen Basalfortsatz auslaufen (vgl. Fig. 1 und 2) sodass von der Seite gesehen, diese Elemente eine Art Gewölbe bilden und auf Querschnitten lässt sich unschwer erkennen, dass die Lichtung dieser Gewölbe von einer vierten Form von Zellen eingenommen werden, die in Gestalt und Lage völlig den Basalzellen des Flimmerepithels der menschlichen Luftröhre gleichen und die ich deshalb „Basalzellen" nennen will.[1])

Nicht selten wird übrigens die Form der Epithelzellen von der Lage des Kerns beeinflusst, indem die Gegend der Nuclei eine mehr oder weniger deutlich ausgesprochene seitliche Ausbuchtung der Zellen aufweist (vgl. Fig. 5); da indessen diese Ausbuchtung an isolierten Zellen stärker ausgeprägt erscheint als an solchen, die mit ihren benachbarten Elementen in Zusammenhang geblieben, so müssen wir annehmen, dass ein Teil dieser Erscheinung durch Schrumpfung zustande komme.

Da wo nun diese verschiedenen Zellformen im Epithel nebeneinander vorkommen (vgl. Fig. 1) bemerkt man, dass die Zellkerne in ungleicher Höhe liegen, sodass bei oberflächlicher Betrachtung der Anschein erweckt wird, als ob das Epithel mehrschichtig sei. Es finden sich aber auch Stellen im Epithel, wo über kürzere oder längere Strecken hin nur prismatische Zellen oder nur solche mit basaler Verschmälerung vorkommen: auf Schnittpräparaten heben sich diese Orte dadurch deutlich von der Umgebung ab, dass hier die

[1]) Anmerkung. Bekanntlich hat O. Brasch (Sitzungsb. d. kaiserl. Akademie in Wien, Bd. 80, 83 und 92) die Vorstellung begründet, dass die Flimmerepithelzellen durch das Heranwachsen der Basalzellen, die sich als nach oben spitze Keile zwischen die Flimmerzellen einfügen, ersetzt werden. Ob die Basalzellen im Froschdarm eine ähnliche Bedeutung haben, konnte ich an meinen Präparaten nicht entscheiden.

Kerne alle auf gleicher Höhe stehen. Es ist nun ohne weiteres einleuchtend, dass die verschiedene Gestalt der Epithelzellen hier wie anderswo bedingt ist durch den auf ihnen lastenden Seitendruck. Bekanntlich finden wir schon beim Froschdarm die ersten Andeutungen von Falten- und Zottenbildungen und es ist daher klar, dass auch hier, wie überall, die Höhe der Falten von prismatischen Zellen mit basaler Verschmälerung und distal gelagertem Kern, die Einsenkung zwischen den Falten dagegen von prismatischen Zellen mit verbreiteter Basis und basal gelagertem Kern eingenommen werden. Allein auch an denjenigen Stellen, wo die Faltenbildung gänzlich zurücktritt, sehen wir nicht selten die verschiedenen Zellformen nebeneinander auftreten. Es folgt daraus, dass die Form der Epithelzellen nicht allein abhängig ist von ihrem Seitendruck, sondern dass dieselbe noch durch andere Momente bedingt sein kann; ein solches Moment liegt nun meines Erachtens darin, dass die zwischen den Zellen befindlichen interzellularen Lymphräume oder Lymphspalten einer wechselnden Füllung fähig sind. Denken wir uns zum Beispiel, dass in einem gleichförmig prismatischen Epithel eine stärkere Ansammlung interzellulärer Lymphe und demgemäss eine stärkere Füllung der interzellularen Lymphräume eintritt, so wird, da die Oberfläche der Zellen durch das Kittleistennetz, die Basis durch die Anheftung an der Basalmembran fixiert ist und die Gegend des Kernes dem Drucke von Seiten der Lymphe stärkeren Widerstand entgegensetzt, eine Formveränderung mehr die basalen Teile treffen: die Zellen werden sich also etwas strecken und in ihren basalen Teilen verschmälern, mithin jene Gestalt annehmen, wie wir sie oben für die grosse Mehrzahl der Epithelzellen beschrieben haben. Es lässt sich endlich noch die Frage aufwerfen, ob vielleicht die Zellen nicht nur passiver, sondern auch aktiver Formveränderung fähig sind. Aktive Formveränderungen an Darmepithelien sind zwar bei niederen Tieren (Cölenteraten, Anneliden u. a.) bekannt, beim Frosche indessen bisher nicht beobachtet worden: die diesbezüglichen Angaben von Thanhoffer über Bewegungen am Stäbchensaume der Darmepithelzelle (Pflügers Arch., Bd. VIII) sind von späteren Autoren nicht bestätigt worden. Dennoch möchte ich in Anbetracht der Schwierigkeit solcher Untersuchungen diese Frage einstweilen offen lassen.

Die basale Fläche der Epithelzellen verdient ihrer wechselnden

Konfiguration wegen unsere besondere Aufmerksamkeit. Im allgemeinen erscheint diese Wand, die wir als „Fussplatte“ bezeichnen wollen, in Uebereinstimmung mit der ihr gegenüberliegenden den Stäbchensaum tragenden Wand von der Fläche, d. i. also von unten her gesehen, als polygonale, meist 5—6 seitige Platte. Es gilt diese Regel nicht nur für die prismatischen und die sich nach unten verbreiternden Zellen, sondern auch für diejenigen Formen, die sich nach der Basis zu mehr oder weniger stielartig verschmälern, denn auch bei ihnen gelangt eine Fussplatte zur Ausbildung, indem, wie bereits oben erwähnt ihr basales Ende stets kegelförmig, von der Seite betrachtet also fächerförmig erweitert wird. Die Bezeichnung Fussplatte ist freilich manchmal cum grano salis zu verstehen. Denn infolge der schon am Froschdarm angedeuteten Falten- und Zottenbildung ist die Basis der Epithelzellen oft keine plane, sondern mehr oder weniger gewölbte Fläche; auch steht die Fussplatte nicht immer senkrecht, sondern häufig in kleinerem oder grösserem Winkel zur Zellachse. Eine Folge der Falten- und Zottenbildung ist ferner der Umstand, dass die dem Darmlumen zugewandte Fläche des Epithels in ihrer Gesamtheit grösser ist als die Basalfläche und demgemäss sehen wir dann auch, dass — von den prismatischen und den an Zahl sehr zurücktretenden, nach unten breiter werdenden Zellformen (vgl. Fig. 1) abgesehen — die Fussplatte der Epithelzellen meist kleiner ist, als die den Stäbchensaum tragende gegenüberliegende Wand. Wie Paraffinschnitte zeigen, berühren sich im allgemeinen die Epithelzellen nicht nur mit ihren distalen Enden, sondern auch mit ihren Fussplatten; ich betone dies deshalb, weil Carlier (l. c.) für die Magenepithelzellen der Katze angibt, dass ihre basalen Enden nur mit kleinen Verdickungen enden und das demnach die interzellularen Lymphspalten nach unten frei und offen sind. Aber der Zusammenhang der Fussplatten ist offenbar nur ein äusserst lockerer, denn bei der Maceration gelingt es fast nie, dieselben im Zusammenhange darzustellen; mit wenigen Ausnahmen (s. unten) erscheinen die Fussplatten von einander getrennt, auch da, wo die zugehörigen Zelleiber miteinander in Verbindung geblieben sind.

Wir haben oben als Norm angegeben, dass die Fussplatten von polygonaler Form sind; nicht selten erscheinen nun aber ein oder mehrere Ecken des Polygons mehr oder weniger stark

ausgezogen, so dass sie als kürzere oder längere bald spitze bald stumpfe Fortsätze imponieren (vgl. Fig. 5, 6, 7) und dementsprechend die Platte sowohl von der Fläche als auch von der Seite gesehen, zerschlitzt erscheint. Schon M. Heidenhain hat in seiner Arbeit: „Über die Struktur der Darmepithelzellen" (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 54, pag. 188) auf diese Fortsätze, die er „würzelchenartige Ausläufer" nennt, aufmerksam gemacht und dabei die Ansicht ausgesprochen, dass dieselben für die festere Haftung der Zellen an der Unterlage bestimmt sind. Auf den ersten Blick erscheint nun aber oft eine Fussplatte mit langen Fortsätzen behaftet, die bei genauerem Zusehen derselben völlig entbehrt: diese Täuschung kommt nämlich dadurch zustande, dass nach den Ecken der Fussplatte hin Züge oder Streifen körnigen, stark tingierbaren Protoplasmas hinziehen, zwischen denen sich wenig färbbares hyalines Plasma ausbreitet. Wo dagegen die Ecken der Fussplatte wirklich zu Fortsätzen ausgezogen sind, erscheint das Hyaloplasma oft nach Art einer Schwimmhaut zwischen denselben ausgebreitet (vgl. Fig. 5).

Selbstverständlich lässt sich auch hier wiederum die Frage ventilieren, ob die Fortsätze der Fussplatte fixe unveränderliche Bildungen sind oder ob nicht vielmehr der Mangel oder das Vorhandensein derselben nur verschiedenen Zuständen der Zellen entsprechen. Wenn die Angaben Bizzozeros richtig sind, dass die regenerativen Mitosen im Darmepithel auf die Lieberkühnschen Krypten beschränkt sind, so ist man gezwungen, eine Wanderung der Epithelzellen anzunehmen. Da wäre es denn wohl denkbar, dass diese Wanderung durch das Ausstrecken und Einziehen von basalen Fortsätzen bewerkstelligt würde, die demgemäss nicht nur als Haftorgane (Heidenhain s. o.), sondern auch als Lokomotionsorgane funktionieren würden.

Die Seitenkonturen der Epithelzellen sind im allgemeinen glatt, nur in einzelnen Fällen erscheinen sie unregelmässig gezackt. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese Zackung ein Kunstprodukt ist und durch Schrumpfung oder Stauchung der Zellen in der Längsachse zustande kommen. An Osmiumsäurepräparaten kommt übrigens diese Schrumpfung sehr selten zur Beobachtung, häufiger dagegen an Präparaten, die mit Drittelalkohol erhalten wurden. Da wo bei der Maceration zwei oder mehrere Zellen miteinander in Zusammenhang geblieben sind,

können durch diese gezackten Seitenkonturen auf den ersten Blick Interzellularbrücken vorgetäuscht werden, indem es vorkommt, dass die Zacken benachbarter Zellen einander direkt gegenüberliegen und sich mit ihren Spitzen berühren. Stärkere Vergrösserung, leichtes Beklopfen des Deckgläschens und dergleichen Hülfsmittel erweisen indessen rasch den wahren Sachverhalt

Damit sind wir bei der Frage angelangt, ob denn überhaupt Interzellularbrücken zwischen den Darmepithelzellen des Frosches vorkommen. Man erhält nun an Osmiumsäurepräparaten eine zahlreiche Menge Bilder, wo vollständig glatt konturierte absolut nicht geschrumpfte Zellen zu zwei oder mehreren in ursprünglicher Lage miteinander zusammenhängen und es finden sich hierbei eine Menge Stellen, wo die interzellularen Lymphräume als schmale, sich nach unten erweiternde Spalten in ihrer ganzen Ausdehnung deutlich zutage treten, sodass eventuelle diese Spalten traversierende Interzellularbrücken unmöglich übersehen werden können. Bei aufmerksamer Durchmusterung der Präparate stösst man nun in der Tat hin und wieder auf Bilder, wie sie in den Figuren 3—8 wiedergegeben sind, die uns einen Zusammenhang der Epithelzellen durch protoplasmatische, die interzellulären Lymphräume durchsetzende Fasern erkennen lassen.

Wie aus den Figuren ersichtlich ist, bestehen diese Verbindungen aus kürzeren oder längeren bald mehr schief, bald quer verlaufenden, bald dünnen, bald ziemlich derben Plasmafasern, die stets mit einer kleinen, kegelförmigen Anschwellung von den Zellen entspringen. Die zartesten Verbindungen weisen häufig kleine knöpfchenförmige Anschwellungen in ihrem Verlaufe auf, ganz ähnlich wie dies bei den Nervenfibrillen der Cölenteraten der Fall ist. Hin und wieder beobachtet man auch eine Verzweigung der Fasern, wie dies in Fig. 6 dargestellt ist. In der grossen Mehrzahl der Fälle trifft man nur wenige (1—2) seltener mehrere (ich habe deren bis zu vier gezählt) Verbindungsfasern zwischen zwei Zellen. Fast stets sind die Verbindungen zwischen den basalen Abschnitten der Zellen ausgespannt und zwar am häufigsten zwischen Kern und Fussplatte; hin und wieder begegnet man ihnen auch zwischen den distalen Teilen der Zellen, also in der Höhe oder etwas oberhalb des Kernes, wo sie natürlich stets kürzer sind und andererseits gibt es auch Fälle, wo die

Fussplatten selbst durch kurze, oft ziemlich derbe Anastomosen miteinander verbunden sind (vgl. Fig. 7). Dass es sich letztern Falls nicht etwa um eine einfache Verklebung zweier gegenüberliegender Fortsätze der Fussplatten handelt, zeigt sich beim Beklopfen oder leichtem Verschieben des Deckgläschens.

Besondere Beachtung verdient ferner die Tatsache, dass diese Anastomosen nicht immer nur zwei unmittelbar benachbarte Zellen miteinander verbinden, sondern dass sie, wie aus Figur 8 ersichtlich ist, hin und wieder auch weiter von einander entfernte Elemente miteinander in Zusammenhang bringen.

Ich will nicht unterlassen zu bemerken, dass manchmal bei oberflächlicher Betrachtung durch jene die Basalzellen überbrückenden Basalfortsätze der Epithelzellen Anastomosen vorgetäuscht werden können (vgl. Fig. 2 und 3); gerade in diesem Falle zeigt sich die Ueberlegenheit der Macerationspräparate gegenüber den Schnittpräparaten, denn während bei letzteren eine sichere Entscheidung über das Verhalten des die Basalzelle überbrückenden Basalfortsatzes nicht möglich ist, lässt sich bei jenen durch Klopfen auf das Deckgläschen mit aller Deutlichkeit nachweisen, dass jene Basalfortsätze keinen Zusammenhang mit den benachbarten Epithelzellen haben.

Wenden wir uns nunmehr zu dem diesbezüglichen Verhalten am Darm der Maus. Die Darmepithelzellen der Maus sind über den Darmzotten von abgestumpft pyramidaler Gestalt. Die Basis der Pyramide wird gebildet durch den Stäbchensaum, die abgestumpfte Spitze durch die basale Anheftungsstelle, d. i. die Fussplatte der Zelle. Zwischen den Zotten finden sich teils Zellen von prismatischer Form, teils solche, die nach der Basis zu verbreitert sind. Die Zellen der Zotten zeigen nun sehr häufig nahe der Fussplatte eine stielartige Verschmälerung, ganz wie wir dies oben bei den Elementen des Froschdarmes beschrieben haben, sodass hierdurch die interzellularen Lymphräume gegen die Basis hin eine deutliche Verbreiterung erfahren, während sie im übrigen Bereiche der Zellen nur als kapilläre Spalten erscheinen. Bei der Maceration bleiben nicht selten die Zellen zu Reihen geordnet miteinander im Zusammenhang und es fällt hierbei auf, dass die Elemente in der Querrichtung der Zotte inniger aneinander haften, als in der Längsrichtung, sodass sie häufig in halbringförmiger Anordnung angetroffen werden. Es zeigt sich auch.

dass die Zellen in der Querrichtung zur Zotte breiter sind als in der Längsrichtung und dass ihre Basis meist etwas nach dem Grunde der Zotten hin gekrümmt erscheint, wie das bereits schon von Ebner erwähnt hat, welche beiden Umstände, wie leicht ersichtlich, auf die Verkürzung oder Stauchung der Zotte infolge der Einwirkung der Reagentien zurückzuführen sind. Die Zellkerne stehen hier alle auf gleicher Höhe. Basalzellen sind gleichfalls vorhanden, aber sie sind viel seltener als beim Frosch. Die Fussplatten sind wie beim Frosch von polygonaler Form, doch sind ihre Ecken niemals so stark ausgezogen, dass es zur Bildung von Fortsätzen kommt: höchstens erscheinen ihre Seiten, wohl eine Folge der Schrumpfung, leicht ausgeschnitten. Dagegen fiel mir hier ein anderer Umstand auf, den ich beim Frosch nicht beobachtet hatte: an Hämatoxylinpräparaten erscheint nämlich die Fussplatte fast immer von einem schmalen bändchen- oder leistenartigen Saume, der sich durch seine intensivere Färbung vom Protoplasma der Fussplatte abhebt, eingefasst, wodurch die Konturen der letzteren viel stärker hervortreten, als beispielsweise diejenigen der Seitenwände der Epithelzellen. Manchmal ist nur ein Teil der Peripherie der Fussplatte von diesem Saume bekleidet, manchmal fehlt er auch ganz. Wie aber aus den Figuren 12 und 13 deutlich hervorgeht, ist das vollkommene oder teilweise Fehlen dieses Saumes offenbar dadurch bedingt, dass derselbe bei der Maceration bald ganz, bald teilweise abgestreift worden ist. Beide Figuren zeigen uns, wie dieser leistenartige Saum zum Teil mit der Fussplatte zusammenhängt, zum Teil sich von derselben losgelöst hat und frei über die Fussplatte hinausragt. Fragen wir uns nun, was dieser Saum für eine Bedeutung hat, so kann ich meine Befunde einstweilen nicht anders deuten, als dass es sich hierbei um eine Art basaler Kittleisten handelt, welche die Fussplatten der Epithelzellen in analoger Weise miteinander verbinden, wie die bekannten Kittleisten der distalen Enden der Zellen. Ich betone aber, dass dies nur eine vorläufige Deutung ist, denn es ist mir nicht gelungen, an Schnittpräparaten mit den bekannten Methoden ein basales Kittleistennetz zur Darstellung zu bringen.

Der oben erwähnte Umstand nun, dass die Epithelzellen der Maus gleich denen des Frosches sehr häufig nach unten zu schmäler werden und dadurch einen nach unten hin immer breiter

werdenden Lymphraum zwischen sich lassen, gestattet nun auch hier, an Macerationspräparaten sicheren Aufschluss über die Verbindungsweise der Epithelzellen zu erhalten. Ganz wie wir dies oben beim Frosch beschrieben, sehen wir auch hier nicht selten die Lymphspalten traversierende Protoplasmafäden von einer Zelle zur benachbarten hinüberziehen. Hier wie dort haben diese protoplasmatischen Verbindungen bald einen mehr schrägen, bald mehr queren Verlauf und finden sich stets in ganz geringer Anzahl vor: meistens ist nur eine einzige Verbindung vorhanden, seltener sind deren zwei und mehr als drei konnte ich nirgends konstatieren (vgl. Fig. 10—13). Hier wie dort sind diese Anastomosen so gut wie stets zwischen den basalen Teilen der Epithelzellen. (also unterhalb des Kerns) ausgespannt. Sie erscheinen ziemlich derbe und zeigen gleichfalls die charakteristische Erscheinung, dass sie mit kegelförmiger Basis wie von einer Art Hügelchen aus den Seitenwänden der Zellen entspringen. Da die basale Verschmälerung der Epithelzellen hier weniger stark ausgebildet ist als beim Frosch und infolgedessen die interzellulären Lymphspalten weniger breit erscheinen als dort, sind die Anastomosen hier im grossen und ganzen kürzer und weniger leicht in die Augen springend, als beim Froschdarm. Im Gegensatz zu den Befunden am Froschdarm verbinden hier die Anastomosen ohne Ausnahme nur unmittelbar benachbarte Zellen, einen Zusammenhang von weiter auseinanderliegenden Elementen konnte ich hier nirgends konstatieren.

Es erübrigt uns nunmehr auf die Natur und die physiologische Bedeutung unserer protoplasmatischen Zellverbindungen einzugehen. Nach all dem mitgeteilten muss sich uns vorerst die Frage aufdrängen, wie sich die von uns beschriebenen Anastomosen zu den von den übrigen Autoren (Cohn, Carlier, Kolossow, Schneider, De Kluyzen und Fermaat) gesehenen und beschriebenen Interzellularbrücken verhalten. Da müssen wir vor allem hervorheben, dass unsere Zellverbindungen in Uebereinstimmung mit den von Carlier, Cohn, De Kluyzen und Fermaat dargestellten Interzellularbrücken durch stets deutlich ausgebildete protoplasmatische Fasern repräsentiert werden. Es handelt sich also hierbei nicht etwa um einfache Verklebung zweier benachbarter Desmochondren, wie dies C. Camillo Schneider für seine primären Brücken behauptet, denn dass

so lange und derbe Fasern wie ich sie hier in Wort und Bild dargestellt habe, durch Verklebung und nachheriges Auseinanderrücken von Protoplasmakörnern zustande kommen könnten, ist ein Ding der Unmöglichkeit. Es könnte sich also höchstens um sekundäre Brücken im Sinne von C. Schneider handeln, wenn man überhaupt diese, wie mir scheint, willkürliche und unbegründete Unterscheidung machen will; indessen passen sie auch nicht in das von Schneider bezülich der sekundären Brücken gegebene Schema hinein, denn von einem zentralen Brückenkorn ist hier nicht die Rede Vielmehr zeigen unsere Verbindungsfasern bald eine, bald mehrere bald aber auch gar keine körnigen Anschwellungen und überdies sind sie nicht selten verzweigt (s. Fig. 6).

Ebensowenig ist es denkbar, dass unsere Anastomosen im Sinne von Kolossow aus interzellularen Protoplasmalamellen als Kunstprodukte durch partielles Zerreissen der Alveolarwände entstanden sind (s. oben), denn fürs erste ist es, wie das Studium mikroskopischer Schäume lehrt, überhaupt eine irrtümliche Vorstellung, dass durch Platzen von Protoplasmalamellen protoplasmatische Fäden entstehen können und zweitens müssten wir wohl, diese Möglichkeit zugegeben, auch an Macerationspräparaten da wo die interzellularen Lymphspalten nach oben hin enger werden, hin und wieder erhaltenen Lamellenbrücken begegnen; zum mindesten müssten wir erwarten, dass an diesen Stellen die Anastomosen häufiger erhalten blieben. Dies ist indessen keineswegs der Fall.

Nach alledem bin ich der Ueberzeugung, dass unsere Anastomosen ihrem Wesen nach identisch sind mit den von Carlier und Cohn (l. c.) beschriebenen Interzellularbrücken. Der Umstand, dass an unseren Präparaten die Zellverbindungen nur zwischen den basalen unterhalb der Zellkerne gelegenen Partien der Epithelzellen zu beobachten sind, während sie weiter oben fehlen oder zu fehlen scheinen, spricht nicht gegen ihre Natur als Interzellularbrücken, denn erstens hat schon Cohn in seiner Arbeit (l. c.) betont, dass die Interzellularbrücken der Magenepithelzellen des Frosches vorwiegend unterhalb des Kerns der letzteren ausgespannt sind und auch De Kluyzen und Fermaat finden die Interzellularbrücken auf die Basalteile der Magenepithelzellen beschränkt und zweitens ist es klar, dass eventuell weiter oben, distal, die Zellen verbindende Brücken an Macerationspräparaten

infolge ihrer Zartheit nicht gesehen werden können. Auch die Tatsache, dass sich die beschriebenen Anastomosen nur an einem kleinen Teile der Epithelzellen und jeweilen nur in sehr beschränkter Anzahl, ja häufig nur in der Einzahl vorhanden auffand, widerspricht keineswegs unserer Annahme, denn wenn man bedenkt, dass die Maceration und Isolation auch bei schonendster Vornahme doch immerhin eine relativ rohe histologische Methode ist, so lässt sich leicht begreifen, dass die grosse Mehrzahl dieser feinen Zellverbindungen bei diesem Verfahren zerreissen oder abbrechen und daher unserer Beobachtung entzogen werden muss. Dass unsere Anastomosen ferner häufig nicht einfache, sondern verzweigte Brücken darstellen, steht in Einklang mit der Darstellung Kolossows: auch dieser Autor beschreibt verzweigte, ja selbst miteinander anastomosierende Brücken. Neu ist bei unsern Interzellularbrücken dagegen, soweit mir die Literatur bekannt ist, dass dieselben — allerdings nur in vereinzelten Fällen und nur beim Frosch — nicht nur unmittelbar benachbarte, sondern auch voneinander durch eine Zelle getrennte Epithelzellen verbinden.

Es erübrigt uns nun noch mit einigen Worten auf die mutmassliche physiologische Bedeutung dieser Interzellularbrücken einzutreten. Garten ist meines Wissens der einzige Autor, der die physiologische Bedeutung der Interzellularbrücken experimentell verfolgt hat (Arch. f. Anat. und Physiolog. 95. 96) und dabei bezüglich der Interzellularbrücken der Riffelzellen der Haut zu dem Resultat gekommen ist, dass dieselben die Fähigkeit besitzen, sich zu kontrahieren, wodurch die Zellen einander genähert werden, ein Umstand, der für die Wundheilung von grösster Bedeutung ist. Vorausgesetzt, dass diese Kontraktilität auch für die Interzellularbrücken der Darmepithelzellen Geltung hat und vorausgesetzt, dass — wie dies ja gewiss anzunehmen ist — intra vitam eine weit grössere Anzahl von Interzellularbrücken existieren, als dies aus unseren Macerationspräparaten ersichtlich ist, so könnte man sich vorstellen, dass durch die Kontraktion der Brücken die Wanderung der Epithelzellen von den Regenerationsherden nach den Orten des Verbrauchs hin bewerkstelligt oder wenigstens unterstützt würde (s. oben). Man müsste dann freilich annehmen, dass die Brücken je nach Bedarf gebildet und abgebrochen werden könnten, dass sie mit andern Worten keine beständigen sondern wechselnde Gebilde darstellten. Es ist dies

übrigens eine Annahme, die schon Flemming gemacht hat, indem er der Ansicht Raum gibt, dass durch die Wanderzellen die Brücken zerrissen und nach ihrem Durchtritte wiederum neu gebildet würden. Für die Kontraktilität der Brücken spräche in unserem Falle ihre wechselnde Dicke und der Umstand, dass sie häufig ganz wie die Fortsätze der Rhizopoden dünnere und dickere Stellen in ihrem Verlaufe aufweisen. Auch die Verbindung zwischen weiter auseinanderliegenden Zellen durch Plasmabrücken, wie ich dies beim Frosch beobachten konnte, würde uns von diesem Gesichtspunkte aus verständlich erscheinen.

Ich glaube indessen, dass wir nicht fehlgehen mit der Annahme, dass die Interzellularbrücken noch eine andere Bedeutung haben, nämlich diejenige, einen nervösen Rapport zwischen den Epithelzellen zu vermitteln. Bekanntlich ist die Endigung der Nerven im Darmepithel derart, dass die letzten Endästchen zwischen den Epithelzellen frei endigen, wobei aber nicht jede Epithelzelle, sondern jeweilen nur die 10. bis 12. Zelle mit einem Endästchen in Kontakt steht. Nun scheint es mir aber ein physiologisches Postulat zu sein, dass alle Epithelzellen ohne Ausnahme, direkt oder indirekt, mit den sekretorischen Nerven in Verbindung stehen und zwar aus folgendem Grunde: Wie wir durch die bahnbrechenden Arbeiten Pawlows wissen, ist die Qualität der verdauenden Säfte (des Magen- und Bauchspeichelsaftes sowohl als auch des Darmsaftes) abhängig von der zugeführten Nahrung und zwar ist ihre Zusammensetzung jeweilen stets derart, dass die betreffende Nahrung am leichtesten verdaut wird. „Im einzelnen hat sich dieser Mechanismus nun als ungemein kompliziert aber auch als ungemein zweckmässig erwiesen. So werden die Säfte nicht nur dann abgesondert, wenn die Speise den betreffenden Abschnitt des Verdauungskanals passiert — trotzdem diese direkte Reizbarkeit der Drüsen durch spezifische chemische Reizmittel z. B. für den Magen durchaus nicht unwesentlich ist — sondern die Absonderung erfolgt durch Reflexvermittlung schon vorher. Im allgemeinen kann man nämlich sagen, dass die Tätigkeit eines Abschnittes immer auf reflektorischem Wege den nächstfolgenden Abschnitt zur Tätigkeit anregt, sodass der Speise beim passieren des Verdauungskanals immer Nervenimpulse — gleichsam als Quartiermacher — vorauseilen, die dafür sorgen, dass die Nahrung überall schon alles für ihren Empfang und ihre Bearbeitung vor-

bereitet findet" („Zu Pawlows 60. Geburtstag" G. F. Nicolai, Med. Klinik, I. Jahrg., No. 11). Dieser ausserordentlich zweckmässige Mechanismus kann aber, wie leicht ersichtlich, nur dann von Wert sein, wenn jeweilen sämtliche Darmzellen einen qualitativ gleichartigen Saft zur Absonderung bringen. Es folgt daraus, dass die betreffenden reflektorischen Sekretionsimpulse ohne Ausnahme allen Darmzellen zukommen müssen und da nun, wie wir gesehen, nur ein Teil der Darmzellen mit den Nervenendigungen in direktem Zusammenhang steht, so liegt doch wohl der Gedanke auf der Hand, dass die spezifischen Sekretionsimpulse den übrigen Epithelzellen durch die Interzellularbrücken übermittelt werden.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Stück Froschdarm. B. = Basalzelle.

Fig. 2—8. Darmepithelzellen vom Frosch. E. B. = Epithelzellen, welche die Basalzellen überbrücken.

Fig. 9—13. Darmepithelzellen der Maus. E. B. = Epithelzelle, welche eine Basalzelle überbrückt.

Aus der Anatomischen Anstalt der Königlichen Universität Berlin.

Über die Lymphgefässe des Zahnfleisches und der Zähne beim Menschen und bei Säugetieren.

I. Die Lymphgefässe des Zahnfleisches beim Menschen.

II. Lymphgefässe der Zähne.

Von

Georg Schweitzer,

pr. Zahnarzt in Berlin.

Hierzu Tafel XXVIII.

Inhalt.

A. **Einleitung.** Untersuchungsplan. — Einteilung des Stoffes.

B. **Die Lymphgefässe des Zahnfleisches beim Menschen.** Literatur. — Technisches. — Bezeichnungen. — Beschreibung der Fälle. — Zusammenstellung der Ergebnisse.

a) Aussen- und Innen-Abflussbahnen. — Regionäre Drüsen: Submaxillardrüsen (Beziehungen der einzelnen Submaxillardrüsen zu bestimmten Zahnfleischregionen); Tiefe Cervicaldrüsen. — Submentaldrüsen, Schaltdrüsen, Wangenlymphdrüsen.

b) Tiefe Injektion. Lymphgefässe aus dem Foramen infraorbitale.

C. **Lymphgefässe der Zahnpulpa.**

a) Literatur. — Technisches.

b) Beschreibung der Präparate: α) Lymphgefässe im Canalis mandibulae. — Verbindungen mit den Zahnfleischgefässen. — Rami dentales.

β) Lymphgefässe in der Zahnpulpa.

γ) Kommunikationen zwischen den Lymphgefässen der Zähne (Periodontium), der Nasenschleimhaut und des Sinus maxillaris beim Neugeborenen.

c) Zusammenfassung und Schlussbemerkungen.

D. **Hauptresultate der Untersuchung.**

Einleitung.

Die Frage, ob in der Zahnpulpa der Säugetiere und somit auch des Menschen Lymphbahnen existieren, oder nicht, ist bisher eine weder im positiven noch im negativen Sinne entschiedene geblieben trotz häufiger Versuche, eine Entscheidung auf diesem oder jenem Wege herbeizuführen. Während wir imstande waren, bei vielen anderen Organen und Regionen unseres Körpers die gerade

auf dem Gebiet des Lymphgefässsystems überraschend tiefen und umfassenden, jedoch leider zum Teil mehr oder weniger in Vergessenheit geratenen Kenntnisse der alten Anatomen, dank der Einführung der Gerotaschen (20) Injektionsmethode wieder in Erinnerung zu bringen, zu bestätigen und häufig auch zu erweitern, ist eine Darstellung von Pulpa-Lymphgefässen auch mit dieser relativ leicht zu erlernenden, einfachen Methode bisher nicht geglückt. Aus dem Misslingen des Nachweises derartiger Gefässe resultiert naturgemäss eine Verschiedenheit der Ansichten auch in der Beurteilung der Möglichkeit oder Wahrscheinlichkeit des Vorhandenseins derselben. Eingehendere Erörterungen oder Abwägungen der dafür und dagegen sprechenden Momente finden sich in der Literatur nur wenige. Die Mehrzahl der Autoren beschränkt sich auf die Registrierung der einfachen Tatsache der Unauffindbarkeit der Gefässe, andere verneinen direkt ihre Existenz ohne Begründung. Wieder andere leiten angesichts der bisherigen Unmöglichkeit, eine Lösung der Frage auf anatomischem Wege herbeizuführen, aus gewissen, später noch zu besprechenden pathologischen Erfahrungen ihr mehr oder minder entschieden gehaltenes, negatives Urteil ab. Dahingegen geht die Auffassung einiger weniger Autoren dahin, dass das Fehlen von Lymphgefässen in der Pulpa unwahrscheinlich sei.

Zu diesen letzteren gehört der Pariser Anatom Sappey (56, 57), ein Gelehrter, der ein Menschenalter dem Studium des Lymphgefässapparates beim Menschen und bei Säugetieren gewidmet hat und dessen berühmter Atlas (56) ein Fundament der Lymphgefäss-Literatur bildet. Weil dieser hervorragende Kenner des in Rede stehenden anatomischen Forschungsgebietes nicht nur der Überzeugung ist, dass Lymphgefässe in der Zahnpulpa existieren müssen, sondern an dieser Überzeugung auch trotz völligen Fehlschlagens häufiger eigener auf den Nachweis der Gefässe gerichteten Versuche festhält, — eine Ansicht, die von wesentlichem Einfluss gewesen ist auf meinen Entschluss, der Lösung der anatomisch interessanten, pathologisch wichtigen Frage näher zu treten —, deshalb möchte ich schon hier, bei der Entwicklung meines Untersuchungsplanes, seine eigenen Worte heranziehen, während ich mir ein Eingehen auf die Angaben der übrigen Forscher im Einzelnen für den die Frage der Pulpa-

lymphgefässe speziell behandelnden zweiten Teil dieser Arbeit versparen muss.

Sappey schreibt im Text zu seinem bereits erwähnten Atlas (56) [pag. 70].

„A la muqueuse des gencives se rattache toute la série des bulbes dentaires. Ces bulbes ne sont, en définitive, que des papilles; et il y avait lieu de penser, qu'ils possèdent, comme toutes les autres papilles des membranes tégumentaires, des vaisseaux lymphatiques. J'ai entrepris des recherches pour découvrir ces vaisseaux, et j'ai même souvent renouvelé mes tentatives dans ce but convaincu qu'ils devaient exister. Aujourd'hui encore je suis disposé à croire à leur existence. Mais je dois avouer cependant, que toutes mes investigations sont demeurées infructueuses. Il ne m'a pas été donné, d'en distinguer les moindres traces, ni chez l'adulte, ni chez l'enfant, ni chez le foetus."

Wenn ich mich nun zu dem Versuch entschloss, die Frage der Pulpa-Lymphgefässe durch eine rein anatomische Untersuchung einer Lösung im positiven oder negativen Sinne, wenn möglich, einen Schritt näher zu bringen, so musste ich mir darüber im Klaren sein, dass ich nur dann einen Erfolg meiner Bestrebungen erhoffen konnte, wenn es mir gelang, einen andern Weg ausfindig zu machen als den, der bei den bisherigen, in der Hauptsache resultatlos verlaufenen anatomischen Untersuchungen eingeschlagen wurde. Derartige Untersuchungen, unter Anlehnung an Gerotas Methode, sind in neuerer Zeit angestellt worden von Ollendorff (42) und Koerner (31). Diesen anreihen möchte ich die Versuche von Carreras (11), wenn des letzteren Vorgehen auch mehr in das Gebiet des physiologischen Experimentes gehört. Ollendorff und Koerner gingen darauf aus, die Pulpa am lebenden oder toten Objekt frei zu legen, entweder im Kiefer oder nach Extraction des betreffenden Zahnes, und durch Einstich in das Pulpagewebe nach Gerotas Prinzip etwa vorhandene Lymphbahnen in der Pulpa oder solche in dem die abführenden Gefässe einschliessenden Knochengewebe mit Farbflüssigkeit zu füllen bezw. den Transport von Farbstoffpartikeln in die regionären Lymphdrüsen in einer für einen Beweis ausreichenden Menge präparatorisch festzustellen. Dass diese Versuche fehlgeschlagen sind, erscheint erklärlich, wenn man an den ausserordentlichen Reichtum der Pulpa an dicht nebeneinander gelagerten, in der Längsrichtung der Wurzeln verlaufenden Blutgefässen und die relativ geringe Entwicklung von interstitiellem

Bindegewebe denkt. Ein Einstich in ein solches Gewebe, das noch dazu, von starren Wänden umschlossen, nach keiner Richtung hin dem Druck ausweichen kann, muss meiner Ansicht nach eine Zerreissung von Blutkapillaren und kleinen Venen und damit die bekannte blitzartige Füllung des gesamten zugehörigen Venensystems mit Injektionsflüssigkeit notwendig zur Folge haben.

Ganz anders angelegt waren die Versuche von Carreras. Dieser suchte die Resorptionsfähigkeit der Pulpa zu ergründen, indem er sie freilegte und dann leicht resorbierbare, zum Teil stark toxisch wirkende Stoffe auf sie heraufbrachte. Die grösstenteils negativen Resultate hinsichtlich der Aufnahme der Stoffe in die Blutbahn erklärt Carreras mit dem Fehlen von wahren und eigenen Lymphgefässen in der Pulpa und der geringen Entwicklung von Venenkapillaren. Erörterungen über die sonst möglichen Ursachen des negativen Ausfalls der Carrerasschen Versuche anzustellen, dürfte den Rahmen dieser rein anatomischen Arbeit überschreiten. Es können die verschiedensten Umstände hierbei mitgespielt haben, die eine Resorption der ganzen auf die Pulpa applizierten Dosen von Giftstoffen illusorisch machen mussten, von denen schon Koerner (31) einen anführt.

Nach den Erfahrungen Koerners und Ollendorffs schien mir ein Vorgehen auf dem von ihnen eingeschlagenen Wege naturgemäss ebenso wenig Aussicht auf irgend welchen Erfolg zu bieten, wie er diesen beiden Untersuchern beschieden war. Ich ging vielmehr von der Forderung aus, dass man ein für Injektionsversuche so diffiziles Organ, wie die Pulpa, selbst völlig intakt, d. h. ohne Einstichläsionen, erhalten und eventuell auf Umwegen eine Füllung seiner Lymphbahnen, falls solche überhaupt vorhanden, erstreben müsse. Es handelte sich also darum, einen solchen gangbaren Umweg ausfindig zu machen. Für die diesbezüglichen Überlegungen und Erörterungen fand ich eine äusserst schätzenswerte Unterstützung bei Herrn Dr. Bartels, Volontär-Assistenten der Anatomischen Anstalt, der mich auch veranlasst hat, der vorliegenden Untersuchung mich zu widmen. Bei der Erlernung der Injektions-Methode mit ihren vielen kleinen Kunstgriffen, der Beschaffung des zahlreichen von mir benötigten menschlichen und tierischen Materials, sowie für die kritische Beurteilung meiner einzelnen Befunde hatte ich in ihm eine stets bereite erfahrene Hilfe, so dass ich ihn schon an dieser

Stelle meiner aufrichtigen Dankbarkeit für seine weitgehende Unterstützung versichern möchte. Ausgehend von der Erfahrung, dass den Bahnen der Blutgefässe sich auch in der Regel Lymphgefässe anschliessen, dass man daher in blutgefässhaltigen Geweben, z. B. der Pulpa, auch auf das Vorhandensein von Lymphgefässen rechnen dürfe, und ebenso auf das Vorhandensein von lymphatischen Anastomosen zwischen Zahnfleisch und Pulpa entsprechend solchen der Blutgefässe, wies mich Bartels auf die Möglichkeit hin, dass man unter Anwendung dieser Erfahrungen vielleicht zum Ziele, d. h. zur Auffindung von Pulpalymphgefässen gelangen könne, indem man eine Füllung der postulierten Pulpalymphgefässe durch eine Einstichinjektion der Zahnfleischlymphgefässe zu erhalten versuchte. Dies gab mir die Anregung zur Erwägung eines entsprechend aufgebauten Untersuchungsplanes.

Über den Zusammenhang der Blutgefässe des Zahnfleisches mit denen des Periodontium und durch letzteres mit denen der Zahnpulpa fand ich eingehende Beschreibungen besonders bei Wedl (68, S. 57) und v. Ebner (17, S. 271). Den Zusammenhang der Lymphgefässe des Periodontium mit denen des Zahnfleisches hat Dorendorf (16, S. 22) bei seinen Injektionen festgestellt; ein gleiches war analog dem Zusammenhang der Blutgefässe anzunehmen für die Lymphbahnen des Periodontium und der Pulpa. Theoretisch lagen also, soweit es sich um das Vorhandensein von lymphatischen Verbindungen zwischen Zahnfleisch und Zahnpulpa handelte, keinerlei Bedenken gegen den Versuch, vom Zahnfleisch aus die Pulpalymphgefässe mit zu injizieren, vor. Praktisch war dagegen jedoch zunächst eine wesentliche Einwendung zu machen. Bei dem skizzierten Wege muss die Injektionsflüssigkeit zum grossen Teil gegen die normale Richtung des Lymphstromes, also gegen die Lymphgefäss-Klappen, wo solche vorhanden, vordringen, was besonders schwer ins Gewicht fällt in anbetracht des Umweges, den der Injektionsstrom zu machen hat, und der schon hierdurch stark geschwächten Kraft des Stromes. Nun ist aber einmal der Klappenschluss bei Lymphgefässen nicht überall ein in dem Grade absoluter, wie bei den Venen; dann aber fand ich schon bei unserm Altmeister Hyrtl (28) die Ermutigung dazu, ein Injizieren gegen die Klappen wenigstens zu versuchen.

Hyrtls originelle Äusserung in dieser Hinsicht möchte ich

im Auszuge wörtlich zitieren; er schreibt in seinem „Handbuch der praktischen Zergliederungskunst“ (28, S. 756 u. 757):

„So wahr es ist, dass in allen Lymphgefässen, den grössten wie den kleinsten, paarig gestellte Klappen vorkommen, ebenso wahr ist es auch, dass diese Klappen nicht an allen Stellen vollkommen schliessen und eine retrograde Injektion nicht absolut verhindern. Ich möchte es fast als einen allgemein gültigen Grundsatz aufstellen, dass nur jene Lymphgefässe suffiziente Klappen besitzen, welche sich einmal von den Organen, in welchen sie entspringen, frei gemacht haben und auf dem Wege sind, sich mit anderen zu verbinden. Jene Lymphgefässe dagegen, welche an der Oberfläche des betreffenden Organs sitzen bleiben, und die Verlängerungen oder Zuzüge ihrer Netze aus der Tiefe des Organes herauf, sind entweder gänzlich klappenfrei, oder wenn sie deren besitzen, doch in zentrifugaler Richtung injizierbar . . Man erlaube sich nur, an dem Dogma der allerwärts suffizienten Klappen zu zweifeln und keck die retrograde Injektion zu versuchen, und man wird über die Erfolge staunen, welche die orthodoxe Anatomie der Lymphgefässe sich nimmer träumen lässt.“

Nach den vorstehenden Erwägungen erschien es mir möglich, unter günstigen Umständen vom Zahnfleisch aus eine Füllung von Pulpalymphgefässen zu erzielen, und da dieser Weg als der einzige mir vorschwebte, der meiner eingangs gestellten Forderung völliger Intakterhaltung des Pulpagewebes entspricht, so entschloss ich mich, ihn zu beschreiten, d. h. also durch Injektion der Lymphbahnen des Zahnfleisches nach der Gerotaschen Methode eine Füllung und so den Nachweis von Pulpalymphgefässen zu versuchen. Der Weg hat sich als der richtige erwiesen, wenn auch die Verbindung zwischen Zahnfleisch und Pulpa sich im Unterkiefer ein wenig anders gestaltete, als ich es erwartet und oben angedeutet habe.

Unter der von mir gestellten Voraussetzung, dass eine Kommunikation zwischen Zahnfleisch- und Pulpa-Lymphgefässen bestehe, lag für mich die Annahme nahe, dass diejenigen Lymphdrüsen-Gruppen, in welche die abführenden Lymphgefässe des Zahnfleisches einmünden, auch für die Zähne als die regionären zu betrachten sein würden. Aus diesem Grunde und weil eingehende Untersuchungen speziell der Zahnfleischlymphbahnen bisher, soweit mir bekannt geworden, nicht bezw. nicht mit ausreichendem Erfolge stattgefunden haben, erschien es mir notwendig und von Wert, zunächst an möglichst reichlichem Material eine Untersuchung dieser Lymphbahnen, sowohl makro-

skopisch wie mikroskopisch, vorzunehmen, und zwar nicht nur beim Menschen, sondern zu Vergleichszwecken auch bei verschiedenen Vertretern der Säugetierklasse. Tierisches Material ist meist leichter zu beschaffen als menschliches und bietet speziell für meine Untersuchung den Vorteil eines ausgebildeten Gebisses gegenüber den Kieferverhältnissen der für mich fast einzig als menschliches Material in Betracht kommenden Neugeborenen bezw. Feten. Die Ergebnisse der Untersuchung bei Tieren liessen mich nach analogen Verhältnissen beim Menschen forschen. Schliesslich dürfte die Feststellung wesentlicher Übereinstimmung oder wichtiger Verschiedenheiten sowohl im Verlauf der Zahnfleischlymphgefässe, in deren Hauptabflussbahnen auf der Wange ja auch die Lymphe aus anderen Teilen des Gesichts, der Nase und der Mundhöhle, soweit bekannt, einmünden, als auch in der Lage, Anordnung und dem Ausbildungsgrad der regionären Drüsengruppen von Interesse für die vergleichende Beurteilung des Lymphgefässsystems und von gewissem Wert für tierärztliche Zwecke sein, zumal ich in der Literatur hierüber wenig spezialisierte Angaben gefunden habe.

Meine Arbeit gliedert sich daher in die Beantwortung folgender Fragen:

1. In welcher Weise und zu welchen Drüsengruppen bezw. einzelnen Unterabteilungen von Haupt-Gruppen verlaufen die Lymphgefässe aus den verschiedenen Teilen des Zahnfleisches
   a) beim Menschen?
   b) bei Säugetieren?
2. Wie gestaltet sich der feinere Verlauf der Lymphgefässe im Zahnfleisch?
3. Wie ist die Frage nach der Existenz von Pulpalymphbahnen zu entscheiden?

Die vorliegende Arbeit enhält die Beantwortung der Frage 1a sowie die bisherigen Ergebnisse der Untersuchung zu Frage 3.

Die Beantwortung der Fragen 1b und 2 werde ich folgen lassen, sobald ich die diesbezüglichen, fast vollendeten Untersuchungen durch einige, zurzeit nicht ausführbare Versuche zum Abschluss gebracht haben werde.

Die bisherigen Untersuchungen wurden ausgeführt in der Zeit vom Juli 1905 ab bis jetzt im Anatomischen Institut der hiesigen Universität. Tierisches wie menschliches Material wurden mir hier in dankenswertester Weise zur Verfügung gestellt. Affen und Hunde liess mir bereitwilligst in grosser Zahl Herr Geheimrat Munk zukommen. Ich darf hierfür auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank abstatten.

Die Lymphgefässe des Zahnfleisches beim Menschen.

Dass die nach den übereinstimmenden Forschungsresultaten der älteren Anatomen die Lymphe von den meisten Teilen des unteren Gesichts, der Lippen-, Wangengegend, der äusseren Nase, den Medianpartien des unteren Augenlids hauptsächlich empfangenden Submaxillar-Lymphdrüsen auch als regionäre Drüsen für die Schleimhaut der Mundhöhle und somit für das Zahnfleisch zu betrachten sind, ist bereits von denjenigen Forschern, welche gelegentlich ihrer Untersuchungen über die Lymphbahnen des Gesichts auch Teile des Zahnfleisches als Injektionsgebiet benutzten, festgestellt worden. Was die Frage der Zahl und Lage der submaxillaren Lymphdrüsen angeht, so darf diese nach den neueren Untersuchungen als abgeschlossen betrachtet werden. Während die älteren anatomischen Lehrbücher, wie z. B. die v. Langer-Toldt (33), Gegenbaur (18), Henle (25), Rauber (53), Merkel (38), z. T. keine bestimmte Zahl angeben, z. T., auf den, wie Stahr (59, S. 452) hervorhebt, gerade in den speziellen Fragen nicht immer zutreffenden Angaben von Sappey (56, 57) fussend, eine viel zu hohe Zahl von Submaxillardrüsen, 8—10, 12—15, ja bis zu 20 annehmen, haben die neueren Untersuchungen stets unter normalen Umständen eine weit geringere Drüsenzahl ergeben. Schon Gussenbauer (21), dann Partsch (44—46), Most (40), Dorendorf (40), Ollendorff (42) und insbesondere Stahr (59) in seiner speziell die Zahl und Lage der submaxillaren Drüsen behandelnden Abhandlung haben an zahlreichem Material festgestellt, dass Zahl und Lage gerade dieser Drüsen eine ausserordentliche Konstanz zeigt.

Es finden sich jederseits fast durchgehends sowohl beim Neugeborenen, bei dem normale Verhältnisse noch am ehesten vorauszusetzen sind, als auch, wie Stahr nach den Untersuchungen von Bruhns anzunehmen geneigt ist,

im wesentlichen bei gesunden, älteren Individuen drei submaxillare Drüsen bezw. Drüsengruppen. Auch Cecil Leaf (34) gibt diese Zahl an.

Die submaxillaren Lymphdrüsen liegen in dem von der Basis des Unterkiefers und den beiden Biventerbäuchen gebildeten Submaxillardreieck (Regio s. Fossa submaxillaris).

Nach Stahr und Most (S. 74) liegt die erste Drüse von der Medianlinie aus gerechnet, meist relativ klein, in dem vorderen Winkel des Submaxillardreiecks an der Vena submentalis, unfern dem vorderen Biventerbauch und dem Kieferrand, auf dem M. mylohyoideus.

Die zweite Drüse, die grösste und wichtigste aller dieser Drüsen, liegt in der Regel am Kieferrand, z. T. von ihm gedeckt, medial an der Art. maxillaris externa.

Die dritte Drüse, etwas kleiner als die zweite, liegt lateral von der letzteren entweder zwischen A. maxill. ext. und Vena facialis anterior, oder — wie meist — lateral von dieser Vene, mitunter auch, bei besonders hoher Lage des Zusammenflusses der Vv. faciales ant. und post. in dem hierdurch gebildeten Winkel.

Auch ich kann nach meinen Untersuchungsergebnissen die vorstehenden Angaben im allgemeinen bestätigen. Hinsichtlich der ausserordentlichen Konstanz in Zahl und Lage der Submaxillar-Drüsen möchte ich übrigens an dieser Stelle darauf hinweisen, dass eine solche Konstanz in höchstem Maße auch bei den von mir in grosser Zahl untersuchten Affen, Hunden, Wiederkäuern und Nagern sich vorfand. Im Einzelnen zeigte sich bei diesen Tieren eine fast noch grössere Regelmässigkeit als beim Menschen, indem z. B. Bildungen von Gruppen kleinerer Drüschen an Stelle einer einzigen grösseren Drüse weit seltener vorkamen. Eine scheinbare Ausnahme hiervon, eine Vermehrung der Zahl der Drüsenindividuen, die ich hin und wieder bei Affen vorfand, erhielt ihre Erklärung bei der Sektion, die Tuberkulose als Todesursache ergab. Die atypischen Drüsen zeichneten sich meist dadurch aus, dass sie keine eigenen Vasa afferentia vom injizierten Zahnfleisch her erhielten, vielmehr entweder gar nicht oder nur sekundär von den typischen Drüsen her mit Farbstoff gefüllt waren. Sollte nicht in der Häufigkeit des Vorkommens von Krankheiten, mit denen eine Veränderung des Lymphdrüsenapparates einhergeht, wie Tuberkulose, Syphilis und Skrophulose, bei den Präpariersaal-Leichen ein Grund für die viel zu hoch gegriffene Drüsenzahl in einem Teil der oben angeführten älteren anatomischen

Lehrbücher liegen? (wenn man von dem Einfluss der Sappeyschen Angaben absieht).

Ausser den submaxillaren Lymphknoten kommen für meine Untersuchung noch die submentalen Lymphdrüsen in Betracht.

Diese liegen nach Most (40, S. 20) in dem Raum, welcher begrenzt wird seitlich von dem medialen Rande des vorderen Biventerbauches, nach oben vom Unterkiefer, nach unten vom Zungenbein. Most unterscheidet zwei Untergruppen, eine obere (eine oder zwei Drüsen nahe der Mittellinie und unfern dem unteren Kieferrand), eine untere (eine oder zwei Lymphknoten weiter abwärts nahe dem Zungenbein).

Hinsichtlich der Zahl und Lage dieser Drüsen kann ich die vorstehenden Befunde ebenfalls bestätigen. Ob und inwieweit dieselben für Teile des Zahnfleisches als regionäre Drüsen in Betracht kommen und ob ihr Vorkommen ein konstantes ist, werde ich an meinen Befunden erörtern.

Soviel über die Lymphdrüsen. Was die die Lymphe vom Zahnfleisch zu den regionären Drüsen abführenden Gefässe anlangt, so haben Untersuchungen über ihren Verlauf bisher nur in beschränktem Maße stattgefunden, und zwar meist in neuerer Zeit bei Gelegenheit von Forschungen in weiterem Rahmen zwecks Feststellung der Wege, auf welchen bei den an verschiedenen Stellen der Gesichtsweichteile lokalisierten malignen Tumoren eine Verschleppung der pathogenen Gewebselemente stattfinden könnte. Ich will mich in der Aufzählung der Angaben an die chronologische Reihenfolge halten und nur diejenigen Autoren anführen, bei denen ausführlichere Angaben speziell über das Zahnfleisch zu finden sind.

Die älteren Werke enthalten keine eingehenderen Angaben mit Ausnahme von Cruikshank (12), welcher die Lymphgefässe „des Zahnfleisches, des Alveolarrandes und der Tonsillen“ der Art. maxillaris externa folgen und nach Überschreiten des unteren Unterkieferrandes sich der Vena jugularis externa anschliessen lässt. Über die Einmündung in die submaxillaren Drüsen erwähnt dieser Autor nichts.

Ausführlicher spricht sich dann Sappey in seinem bereits erwähnten Atlas (56, pg. 69) und seinem Traité d'anatomie déscriptive (57, pg. 838) aus. Ich fasse seine Angaben kurz in folgendem zusammen:

Das Zahnfleisch ist mit einem ausserordentlich feinen Netz unaufhörlich anastomosierender Lymphgefässe bedeckt, wodurch ein äusserst zartes Maschen-

werk gebildet wird. Zwischen je zwei benachbarten Zähnen verlaufen von innen nach aussen feine Stämmchen, im Oberkiefer 14—17 an der Zahl. Auf der Aussenseite des Oberkiefer-Alveolarfortsatzes angelangt, ergiessen sich alle diese Stämmchen in einen dicken, im Halbkreis verlaufenden Stamm. Dieser beginnt in der Mittellinie mit vielen Würzelchen in Höhe des Lippenbändchens, vorzugsweise aus dem zwischen den beiden mittleren Incisivi hindurch verlaufenden Stämmchen und zieht sich dann jederseits um den Bogen des Alveolarfortsatzes herum, fortgesetzt an Volumen zunehmend, um dann in Höhe des ersten Molaren in das Wangenfleisch einzudringen und schräg nach lateral abwärts zum äussersten submaxillaren Lymphknoten — Sappey nimmt deren, wie erwähnt, 10—15 an — zu verlaufen.

Auf der inneren Seite des Oberkiefer-Alveolar-Fortsatzes setzt sich das Netz desselben fort in das der Schleimhaut des harten Gaumens, demnächst des weichen Gaumens, dessen abführende Gefässe sich mit denen des Velum palatinum vereinigen.

Die von der Zahnfleisch-Mucosa des Unterkiefers ausgehenden Stämmchen steigen an der äusseren und inneren Seite des Unterkiefers herab und ergiessen sich in die submaxillaren Drüsen.

Sappey erläutert seine Befunde durch ein Bild von den Lymphgefässen des Gaumens und zwei vom Verlauf derselben im Zahnfleisch des Oberkiefers. Den wichtigen Verlauf der Gefässe auf der Wange und ihre Verteilung auf die Drüsen zeigt er uns nicht.

Ferner hat Dorendorf, gelegentlich seiner Untersuchung über die Lymphbahnen und Lymphdrüsen der Lippen (16), in sieben Fällen Zahnfleisch und Periost des Unterkiefers injiziert, jedoch, wie er angibt, vollkommene Präparate nicht erzielt.

Nach Dorendorf gelangt die Lymphe des Unterkiefer-Zahnfleisches und -Periostes in die submaxillaren und submentalen Lymphdrüsen, hinsichtlich deren Zahl, Lage und Grössenverhältnisse er mit Stahrs Angaben übereinstimmt. Hauptdrüse ist Drüse II (vergl. S. 815), nur in einem Falle wurde die Drüse III durch zwei Gefässe aus der Gegend des Lippenwinkels gefüllt. Die Drüse I ist nur in einem Falle gefüllt durch zwei Gefässe, welche vom Zahnfleisch an der inneren Kieferfläche, den M. mylohyoideus durchbohrend, heruntersteigen. Ebenso wurde in einem Falle eine Submentaldrüse durch Stämmchen von der Unterkiefer-Mitte aus gefüllt. Einige Einzelbeobachtungen sollen an entsprechender Stelle später Erwähnung finden.

Poirier und Cunéo (47, pg. 1272 und 1286) schliessen sich in ihrer Schilderung der Zahnfleisch-Lymphgefässe und der regionären Drüsen eng an Sappey an. Nur in der Zahl der submaxillaren Drüsen berücksichtigen sie die neueren Feststellungen, indem sie deren Anzahl auf 3—6 angeben; letzterer Zahl dürfte wohl die häufige Teilung einer Drüse in eine Gruppe

von mehreren kleineren Knoten, die dann einzeln gezählt sind, zu Grunde liegen. Die Lymphgefässe fast des ganzen Zahnfleisches verlaufen, diesen Autoren zufolge, zu den submaxillaren Drüsen, nur von der Schleimhaut des den submentalen Drüsen entsprechenden Teiles des Unterkiefer-Alveolarfortsatzes gehen Gefässe zu diesen letzteren Drüsen.

Eingehender bearbeitet wurden die Lymphgefässe des Zahnfleisches von Pólya und v. Navratil (48), bei ihren Untersuchungen über die Lymphgefässe der Wangenschleimhaut und der angrenzenden Schleimhautbezirke. Diese beiden Autoren haben in 11 Fällen das Zahnfleisch einer Unterkieferhälfte, in sieben Fällen das einer Oberkieferhälfte injiziert.

Ihre Befunde im Unterkiefer decken sich im wesentlichen mit denen Dorendorfs. Kurze kleine Zweige ziehen zumeist an der äusseren Oberfläche des Unterkieferperiostes, aber auch an der lingualen Kieferfläche, zu den Submaxillardrüsen; in einem Falle wurde auch ein von der Kiefermitte zu den Submentaldrüsen ziehendes Gefäss gefunden.

Im Oberkiefer fanden sie, wie schon Sappey, Abflüsse in der Regel nach aussen über die Wange zu den Submaxillardrüsen, aber, wenn auch seltener, nach innen über den Gaumen zu den tiefen Cervicaldrüsen. Die Zahl der von ihnen auf der Wange im Bett der Gesichtsvene festgestellten Gefässe ist sehr gering; es handelte sich meist nur um zwei in die äusserste Submaxillardrüse in einem gemeinsamen Stamm einmündende Gefässe.

Auch Pólya und v. Navratil haben, sowohl nach ihren Beschreibungen wie nach einer Abbildung, die uns besonders über die Verhältnisse in der Nähe des Quellgebietes, des Zahnfleisches, im Unklaren lässt, vollkommene Präparate nicht erzielt.

Erst nach Abschluss meiner Untersuchungen wurde mir das neue, kürzlich erschienene Werk von Most (40) über die Topographie des Lymphgefäss-Apparates von Kopf und Hals bekannt, welches eingehendere Mitteilungen über die Zahnfleischlymphbahnen enthält. Meine selbständigen Untersuchungen laufen also zeitlich neben denen Mosts einher.

Die Angaben Mosts decken sich im wesentlichen mit denen der bisher angeführten Autoren. Aus dem dichten Lymphkapillarnetz des Zahnfleisches bilden sich, wie bei Sappey, meist nur ein, zwei oder drei den Kiefer entlang laufende abführende Stämme, die im Oberkiefer, im allgemeinen dem Strombett der Vena facialis anterior angegliedert und mehr oder weniger dem vorderen Masseter-Rand folgend, zum Submaxillar-Gebiet ziehen und zwar ganz besonders zur dritten, aber auch zur zweiten Drüse. Hiernach ist die Hauptdrüse für die Lymphe des Oberkiefers nicht die zweite, sondern die dritte Submaxillardrüse, ein Befund, den wir schon bei

Sappey (56) und dann bei Pólya und v. Navratil (18) antreffen. Nach meinen Befunden macht die zweite Drüse, wie ich zeigen werde, beim Zahnfleisch keine Ausnahme von ihrer Rolle als Hauptdrüse für die Lymphe der gesamten Gesichtsweichteile. Über die Abflusswege der Lymphe des Oberkiefer-Zahnfleisches nach dem Gaumen zu bringt Most eine Bestätigung der früheren Angaben.

Vom Unterkiefer-Zahnfleisch strömt die Lymphe nach Most ebenfalls an beiden Flächen des Unterkieferkörpers herab zur zweiten und dritten, seltener zur ersten Submaxillardrüse, aus den Medianpartien wieder in wenigen Gefässen zu den Submentaldrüsen.

Dies sind die Angaben, die wir aus der Literatur über Zahnfleisch-Lymphgefässe und -Lymphdrüsen besitzen und die ich nunmehr durch Beschreibung meiner eigenen Befunde nicht nur bestätigen, sondern auch präzisieren und erweitern zu können hoffe.

Vorher seien mir einige kurze Bemerkungen gestattet über meine Erfahrungen hinsichtlich der

Technik der Injektion und Auswahl bezw. Behandlung des Materials.

Ich habe bisher Zahnfleisch-Injektionen ausgeführt

an etwa 28 Oberkieferhälften beim Menschen
„ „ 67 „ „ bei Säugetieren
„ „ 28 Unterkieferhälften beim Menschen
„ „ 78 „ „ bei Säugetieren.

Im Ganzen lagen also meinen Untersuchungen etwa 201 Zahnfleisch-Injektionspräparate zugrunde, zu denen noch einige mit Lymphdrüseninjektion treten.

Was die von mir geübte, schon in früherer Zeit bekannte und von Gerota (20) wieder zu Ansehen gebrachte Injektionsmethode im allgemeinen angeht, über deren Wesen sich Ranvier (52) ausführlich ausspricht, so halte ich es für angemessen, nur auf die diesbezüglichen Veröffentlichungen von Gerota (20) selbst, Stahr (59), Most (40), Dalla Rosa (14) und Bartels zu verweisen. Meine Kenntnis der Methode verdanke ich ganz Herrn Dr. Bartels, dessen Angaben (1—3) ich nichts hinzuzufügen habe. Nur über meine speziellen Erfahrungen am Zahnfleisch möchte ich mich kurz äussern.

Ich befolgte mit Vorteil sofort nach Erlernung der ersten allgemeinen Handgriffe Bartels' Rat, mich baldmöglichst speziell

nur auf die Injektion des Zahnfleisches einzuüben. Auch nach meiner Ansicht bedarf es bei der Verschiedenheit der Konsistenz der zu injizierenden Gewebe und vor allem der mehr oder minder schwierigen Zugänglichkeit des Operationsfeldes stets einer gewissen Einübung auf das zu injizierende Gebiet. Im Übrigen erscheint mir die Erlernung der Methode leicht. Die Hauptschwierigkeit liegt, wie Stahr (59, S. 448) schon gebührend hervorhebt, speziell bei kleinen Verhältnissen in der Präparation der ausserordentlich zarten und leicht zerreissbaren Gefässe, bei der Stahrs Mahnung zur Geduld, zum scharfen Sehen und Schneiden, eventuell mit bewaffnetem Auge, vollste Beachtung verdient.

Für das Zahnfleisch, das speziell beim menschlichen Neugeborenen ein sehr straffes, mit einem zum Festhalten der Brustwarze geeigneten, fast knorpelharten Schleimhautwulst versehenes Gewebe darstellt. — Fr. Meckel vergleicht diesen Schleimhautwulst mit den Hornschnäbeln der Reptilien und Vögel — darf die Spitze der Glaskanüle nicht allzu fein ausgezogen sein, da sie sonst infolge des Widerstandes des Gewebes, statt in dasselbe einzudringen, zerbricht. Aus dem gleichen Grunde darf der Einstich nicht langsam, sondern muss ziemlich ruckartig erfolgen; bei langsamem Einstich biegt sich die Kanülenspitze und bricht dann leicht ab. War die Kanülenspitze mit dem ruckartigen Einstich in das Zahnfleisch hineingelangt, so machte sich meist ein stärkerer Widerstand gegen das Eindringen der Injektionsflüssigkeit geltend, hervorgerufen durch Spannung des Gewebes vor der Kanülenspitze. Ich pflegte dann stets die Spritze kaum merklich zurückzuziehen, wodurch eine Entspannung des Gewebes vor der Kanülenspitze eintrat und die Farbflüssigkeit „einschoss". In derselben Weise verfuhr ich, wenn ich bei sichtbar gutem Vordringen des Farbstoffes in den Lymphgefässen, wie es sich bei diesen sehr häufig beobachten liess, die Kanüle möglichst lange in der Einstichöffnung beliess. Bei dem starken anzuwendenden Druck senkte man allmählich unwillkürlich und unbewusst die Spitze etwas tiefer in das Zahnfleisch ein, so dass diese in Gefahr geriet, auf den häufig dicht unter der dünnen Schleimhaut liegenden knöchernen Alveolarrand aufzutreffen und zu zersplittern. Ein geringes Zurückziehen der Spritze von Zeit zu Zeit liess dieses Vorkommnis vermeiden.

Besondere Schwierigkeiten machte die Injektion des Zahnfleisches in der Tiefe der Mundhöhle an der Wangenseite. Bei Neugeborenen liessen sich dieselben noch verhältnismässig leicht überwinden durch zweckmässige Lagerung des Kopfes, Seitwärtsziehen der Wangen und Herabziehen des Unterkiefers durch Muskelhaken usw. Beim erwachsenen Menschen sowohl wie in noch höherem Maße bei den Tieren bedurfte es ganz besonderer Übung, um einen erfolgreichen Einstich in das schmale, teilweise dünne Zahnfleisch auf der Wangenseite der oberen Molaren, bei geringer Beleuchtungsmöglichkeit der eng umgrenzten Einstichstelle, mit völlig ruhiger Hand zu erreichen.

Bei einzelnen Säugetierordnungen bedurfte es präparatorischer Vorbereitungs-Maßnahmen, wie Exarticulation des Kiefergelenks auf einer Seite, um bei der überaus engen Maulspalte in das Gebiet der Backenzähne injizieren zu können.

Besonders in solchen Fällen, in denen völlige Ruhe der Hand bei nicht immer ermöglichtem Aufstützen derselben unerlässlich war, machte ich mit Vorteil Gebrauch von der von Bartels für Lymphgefäss-Injektion modifizierten Rekord-Spritze, die dieser in seiner letzten Veröffentlichung über die Lymphbahnen des Pankreas (3) (Archiv f. Anatom. u. Physiologie, anatom. Abtlg. 1906, S. 254, 255) beschrieben hat. Die Ringgriffe dieser Spritze für den zweiten und dritten Finger sowie ihr leichter Gang erleichterten mir manche schwierige Injektion.

Als Injektionsfarbe verwandte ich ausser der bekannten Berlinerblau-Terpentin-Äther-Mischung in einigen Fällen die von Dr. Severeanu-Bukarest Ende des Winters 1905/06 im hiesigen anatomischen Institut zusammengestellten carminroten und grünen Farben.

Herstellung dieser Farben und Erfolge mit denselben sind von Dr. Severeanu auf dem Anatomen-Kongress 1906 in Rostock demonstriert worden, auch wird eine Beschreibung demnächst im „Archiv für Anat. u. Phys." erscheinen. Zweifellos brauchbar scheint mir nach meinen bisherigen geringen Erfahrungen die grüne Farbe, während die rote nicht genügende Farbendifferenzen von etwa durch Hyperæmie mit Blut gefüllten feinen benachbarten Venen aufwies.

Als menschliches Material verwandte ich ausgetragene Neugeborene, Frühgeburten und Feten bis etwa zum sechsten Monat herunter. Die besten Resultate lieferten die Frühgeburten, siebenter bis achter Monat. Der Lymphgefässapparat, voll entwickelt, besitzt relativ sehr weite Gefässlumina, sodass der Injektionsstrom fast stets bis in die zweite, eventuell sogar dritte Etappe hinein die Drüsen füllte. Die intensive Farbe der gefüllten weiten Gefässe sowie die noch im Rückstande befindliche Fettentwicklung erleichterten wesentlich die Präparation. Am Erwachsenen habe ich nur eine Kontroll-Injektion ausführen können. Am geeignetsten erwies sich stets möglichst frisches Material.

Nach der Injektion wurden die Leichen noch einen Tag aufbewahrt, meist auch noch die Gesichtshaut zwecks Vorwärtstreibens der Injektionsflüssigkeit in den Gefässen in entsprechender

Richtung massiert; alsdann gelangten die Präparate in 10% Formollösung, in der sie sich dauernd gut gehalten haben.

Die Präparation erfolgte je nach der vorhandenen Zeit bereits nach wenigen Tagen oder nach Wochen und Monaten. Hierbei wurde zunächst äussere Haut, subcutanes Fettgewebe, Platysma, oberflächliche Halsfascie bezw. oberflächlichere Gesichtsmuskulatur abpräpariert und an der Unterkieferbasis die injizierten Lymphdrüsen, an der Wange die tiefe Muskulatur, Musc. masseter und buccinator bezw. an den Lippen der Musc. orbicularis oris, ferner die Submucosa der nicht von genannten Muskeln bedeckten Teile der Wangenschleimhaut bezw. die oberflächlichste Lage des Kieferperiostes freigelegt. Auch das Corpus adiposum buccae (Bichât) wurde mit Vorsicht von den dicht an bezw. unter ihm verlaufenden Gefässen abgelöst. Nach erfolgter Präparation der Lymphgefässe und -drüsen wurde von jedem Präparat ein Protokoll aufgenommen, während die auf Art, Geschlecht, Alter des Objektes, Ausdehnung der Injektion usw. bezüglichen Notizen bereits nach Ausführung der letzteren gemacht waren. Ausserdem wurde von jedem Präparat, meist unter Benutzung einer angefeuchteten Mattglasplatte sowie von Paus- und Blaupapier, eine möglichst genaue Skizze zur Vervollständigung des Protokolls angefertigt.

Die auf Taf. XXVIII gegebenen Abbildungen sind sämtlich möglichst naturgetreu nach Original-Präparaten gezeichnet, ohne Ergänzungen hinsichtlich solcher Gefässe, welche etwa gerade in dem der Abbildung zu Grunde liegenden Falle unvollständig oder gar nicht gefüllt sind, sonst aber typisch vorkommen. Sie geben also nur wirklich vorhandene Einzelpräparate wieder. Kombinationsbilder herzustellen durch Zusammenstellung von gut injizierten Regionen verschiedener Präparate, hielt ich nicht für zweckmässig, da hierdurch leicht ein zu reichhaltiges und daher, was Anzahl der Gefässe anlangt, der Wirklichkeit nicht entsprechendes Bild erzielt wird. Die Abbildungen können somit naturgemäss nicht alle vorkommenden Möglichkeiten, bei der grossen Variabilität des Lymphapparates, enthalten: sie geben nur möglichst typische Bilder, diese aber — und darin liegt ein Vorzug gegenüber den Kombinationsbildern — nach einem einzigen wirklich existierenden Präparate. Die gegebene Abbildung im einzelnen zu vervollständigen und die verschiedenen Modifikationen darzustellen, ist der Zweck der

ausführlichen Beschreibungen, die ich von jedem einzelnen Fall folgen lasse.

Bezeichnungen.

Als „regionäre Drüsen“ bezeichne ich nach den Stahrschen (60) Definitionen diejenigen Drüsen, „welche durchaus passiert werden müssen und grössere, unbedingte Stationen bilden“. Ausser diesen kommen noch vor Schaltdrüsen, d. h. „kleinere, welche im Verlaufe der Stämmchen bis zu den eigentlichen regionären Knoten da und dort auf dem Wege eingeschaltet sein können. Sie sind unregelmässiger in ihrem Vorkommen überhaupt, unbestimmter in ihrer Lage.“ Unter den regionären Drüsen betrachte ich als Hauptdrüse diejenige, welche die meisten Zuflüsse aus dem Quellgebiet erhält. Meistens ist dies auch die grösste Drüse bezw. ansehnlichste Drüsengruppe, wenn eine solche an Stelle einer Einzeldrüse vorkommt. Die einzelnen Submaxillardrüsen bezw. -Drüsengruppen bezeichne auch ich von der Medianlinie beginnend mit I, II und III entsprechend der Stahrschen Einteilung (s. oben S. 815).

Eine Rolle bei der Schilderung des Verlaufs der Zahnfleischlymphgefässe spielen die obere und die äussere bezw. innere untere „Umschlagfalte“, oder auch „Übergangsfalte“. Es sind dies die rings um den Ober- bezw. Unterkiefer herumlaufenden Linien, in denen die Schleimhautbedeckung der Alveolarfortsätze, also das Zahnfleisch, in die Lippen- bezw. Wangenschleimhaut und an der inneren Fläche des Unterkiefers in die Schleimhaut des Mundbodens „sich umschlägt“ oder „übergeht“. Die beiden ersteren Übergänge markieren sich auch aussen, auf der facialen, submucösen Seite der Lippen-Wangenschleimhaut, indem diese lose liegende Haut in einer der „Umschlagfalte“ im Vestibulum oris entsprechenden, unwesentlich höher oder tiefer als die letztere gelegenen Demarkationslinie in die fest anliegende periostale Bedeckung der Kiefer übergeht.

Die Einteilung des Zahnfleisches erfolgt von der Medianlinie aus nach der beim Neugeborenen nur ungefähr zu fixierenden Lage der Zahnalveolen in ein Schneidezahn-, Eckzahn-, zusammen Frontzahn-Gebiet, ein Milchmolar- oder, nach den entsprechenden Zähnen beim bleibenden Gebiss, Prämolar-Gebiet und ein die Gegend der Alveole des ersten bleibenden

Molaren, der einzigen beim Neugeborenen bereits ausgebildeten Molaralveole, und des lateral von ihm liegenden Endes des Alveolarfortsatzes umfassendes und daher noch relativ kleines Molargebiet.

Beschreibung der Fälle.

Bei der nunmehr an Hand der Protokolle und Skizzen vorzunehmenden Beschreibung der für den Abfluss der Lymphe aus dem Zahnfleisch in Betracht kommenden Verhältnisse werde ich die chronologische Reihenfolge insofern ändern, als ich zuerst die typischen Fälle in einer für die Orientierung zweckmässig erscheinenden Reihenfolge bringen und dann eine kurze Reihe von Fällen anschliessen werde, in denen ausser den in der ersten, der Hauptserie, geschilderten Gefäss- und Drüsenbeziehungen noch eine besondere Lymphgefässgruppe beschrieben werden soll, die für den die Pulpalymphgefässe betreffenden zweiten Teil dieser Arbeit bedeutungsvoll erscheint.

Es ist naturgemäss unvermeidlich, dass sich bei der, wie wir sehen werden, verhältnismässig grossen Konstanz nicht nur der Drüsen-Zahl und -Lage, sondern auch des Gefässverlaufes in den einzelnen Fällen vielfache Wiederholungen finden werden.

Der Typus des Gefässverlaufes in den beiden Reihen ist am besten gegeben:

für die erste Reihe in dem der Fig. 1 zu Grunde liegenden Fall (Prot. Nr. 12), dessen Beschreibung ich daher richtiger Weise an die erste Stelle in dieser Reihe (Fall I) setzen werde,

für die besonderen, in der zweiten Reihe beschriebenen Ergebnisse in den Präparaten zu Fall XIII und XIV, von denen das letztere noch ein Bild der „Gaumen"-Abflüsse (vergl. Fig. 3) gibt.

Fall I. (Fig. 1, Taf. XXVIII.)

Die linke Hälfte dieses Präparates wurde, wie bereits erwähnt, für die Darstellung der Lymphabflusswege des Zahnfleisches, soweit sie von aussen sichtbar gemacht werden können, ausgewählt, da sich hier eine gut gelungene Injektion mit möglichst typischem Gefässverlauf und typischer Drüsenanordnung vereinte.

Unvollständigkeiten, wie z. B. das Fehlen injizierter Submentaldrüsen sowie geringe Entwicklung der Submaxillardrüse I, waren nicht unwillkommen, da ersteres, wie ich zeigen werde, für das Zahnfleisch typisch ist, letzteres nicht selten vorkommt.

Bemerkenswert ist, dass dieses besonders gut gelungene Präparat, ebenso wie in anderen Fällen reichlicher Injektionsresultate, von einer Frühgeburt stammt; ich wies bereits oben auf die besondere Eignung der Frühgeburten, aus dem achten Monat etwa, hin.

Prot. Nr. 12. 14. März 1906. Männliche Frühgeburt von ca. 38 cm Länge, wenige Tage post partum zur Injektion gelangt. Injektion des gesamten Zahnfleisches beider Gesichtshälften.

Nach Präparation der Wangen behufs Feststellung der äusseren Abflussbahnen wurde der ganze Kopf sagittal halbiert, um so eine Präparation der Innen-Abflüsse zu ermöglichen.

Das Präparat ergibt folgenden Befund:

Linke Gesichtsseite.

Oberkiefer. Abflüsse nach aussen.

1. In der ganzen Ausdehnung der linken Oberkieferhälfte treten aus dem von aussen nicht sichtbaren Zahnfleisch zahlreiche Lymphgefäss-Stämmchen etwa in Höhe der oberen Umschlagfalte der Wangenschleimhaut, in das Zahnfleisch auf die frei präparierte Submucosa, also faciale Fläche der Wangenschleimhaut, heraus. Aus ihnen bildet sich eine Anzahl von in ihrer allgemeinen Richtung parallel zur Umschlagfalte verlaufenden, durch zahlreiche Anastomosen dem Ganzen einen geflechtartigen Charakter verleihenden Lymphgefässen. Man sieht von der Medianlinie aus an der Umschlagfalte bezw. dicht unterhalb derselben etwa fünf solcher Gefässchen, geflechtartig verschlungen, ohne sichtbare Unterbrechungen um den Alveolarfortsatz herumziehen. Nach lateralwärts zu nehmen die Stämmchen an Zahl allmählich ab, dafür an Stärke zu. Das Geflecht verschwindet in seinem Verlauf bis zum lateralen Ende des Alveolarfortsatzes schliesslich in der von der Wangenschleimhaut und inneren Masseter-Fläche gebildeten Tasche. Einzelne von den geflechtbildenden Stämmchen schweifen nach oben über die Umschlagfalte hinaus auf das Periost des Kieferkörpers, kehren jedoch in der Nähe der Vena facial. ant. zum Geflecht zurück, um dann alsbald in abführende Stämmchen überzugehen.

Wichtig ist das Verhalten dieses geflechtartigen Gefässbündels in der Nähe der Medianlinie. Oberhalb

des Frenulum lab. sup. sieht man spärliche anastomosierende Zweige die Medianlinie überschreiten und in einzelne der auf der Gegenseite injizierten Gefässe, welche dort ebenfalls ein kranzartiges Geflecht an der Umschlagfalte bilden, übergehen.

Es besteht also nach diesem und andern entsprechenden Befunden eine Kommunikation zwischen beiden Oberkieferhälften auch hinsichtlich der Lymphwege des Zahnfleisches, wie Dorendorf (16, S. 26 unten) dies schon für die benachbarten Gefässe der Lippen nachgewiesen hat.

Bei weniger gut gelungenen Injektionen schien mir zunächst keinerlei Kommunikation zu bestehen, wie ich dies nach Sappeys Angaben — Sappey hat eben mit dem unendlich grössere Schwierigkeiten bereitenden Quecksilber injiziert — vermuten konnte. Die Ergebnisse der zahlreichen gut gelungenen Injektionen berichtigten jedoch meine Annahme dahin, dass allerdings die Verlaufsrichtung der das Geflecht an der Umschlagfalte bildenden beiderseitigen Gefässe vom Frenulum aus im grossen und ganzen divergent erscheint. Das Frenulum selbst bildet anscheinend eine Grenzscheide zwischen beiden Kieferseiten, jedoch besteht oberhalb des Ansatzes dieses Bändchens — ebenso auch im Unterkiefer unterhalb des Unterlippenbändchens — auf dem Kieferperiost eine ungehinderte Kommunikation von allerdings wohl beschränkter Bedeutung.

2. Abführende Gefässe: a) Von dem Geflecht an der Umschlagfalte geht schon frühzeitig, nahe der Medianlinie, ein Gefäss schräg nach abwärts zunächst am oberen Rande des undeutlich abgegrenzten M. orbicularis oris, dann am Mundwinkel vorbei und mit der Art. max. ext., dieser meist aufliegend, zu Lgl. submax. II.

b) Weiter nach lateral zu folgt die Hauptgruppe der abführenden Gefässe, welche in diesem Falle zwar der Richtung der Vena fac. ant. im allgemeinen folgen, aber nicht so eng, als in der Mehrzahl der Fälle, sich ihr anschliessen. Letzteres ist nur bei zwei Gefässen mehr oder weniger der Fall. Allerdings mussten die frei präparierten Gefässe aus zeichnerischen Rücksichten ein wenig auseinandergelegt werden. Die Gruppe besteht aus etwa fünf miteinander anastomosierenden Gefässen, welche ihr Quellgebiet im ganzen Zahnfleisch mit Ausnahme der lateralen Endregion zu haben scheinen und

mit Ausnahme eines einzigen zu Drüse III ziehenden Gefässes sämtlich sich in Drüse II einsenken.

c) Eine weitere Gruppe von etwa vier Gefässen entspringt mehr vom lateralen Ende des Alveolarfortsatzes. Die Stämmchen kommen, nach medial-abwärts ziehend, aus der erwähnten Tasche zwischen Wangenschleimhaut und Masseter hervor und begeben sich in der Buccinatorfascie, zwischen Vena fac. ant. und medialem Masseterrand sowie schliesslich die Vene überkreuzend, sämtlich zu Drüse II.

Oberkiefer. Abflüsse nach innen.

1. Vom lateralen Ende des Alveolarfortsatzes zieht ein dichtes Bündel von Gefässchen in der Submucosa der Schleimhaut des weichen Gaumens dorsalwärts. Dieses Bündel schmilzt zu einem einzigen starken Gefäss zusammen, welches zum vorderen Gaumenbogen und nach abwärts bis in Höhe des unteren Endes der Tonsille verläuft. Es durchbricht dann die Pharynxmuskulatur und nimmt seinen Lauf zwischen den Mm. pterygoideus int. und stylohyoideus einerseits sowie dem Constrictor pharyng. medius und dem Hyoglossus andererseits abwärts zu den grossen Halsgefässen. Auf seinem Wege nimmt es noch ein zu den Innenabflüssen des Unterkiefers gehöriges Stämmchen auf. Es mündet dann ein in eine tiefe Cervicaldrüse, und zwar eine zu derjenigen Gruppe dieser Drüsen gehörige, welche äusserst konstant und typisch an dem Zusammenfluss der Vena jugularis interna und facialis communis liegt, häufig in der durch den Zusammenfluss gebildeten Gabel, ganz oder teilweise bedeckt vom unteren Rande des hinteren Biventerbauches. Es ist dies die wichtigste und ihrer Bedeutung entsprechend stärkste Halsdrüsenstation, entweder ein Einzelknoten oder eine Gruppe, zu den von Most (40, S. 38 ff.) genau klassifizierten Lgll. cervicales profundae (sensu strictiori) mediales gehörig, und zwar die am meisten kranialwärts gelegene Drüsengruppe der unmittelbar an der Vena jug. int. gelegenen

Kette, während lateral von der Vene unter dem Kopfnickeransatz die Drüsenanhäufungen bis an die Schädelbasis heranreichen. Ich werde diesen Lymphknoten, der als regionäre Drüse für die gesamten Innenabflüsse aus Ober- und Unterkiefer, wenigstens für den grösseren Teil derselben, besonderes Interesse beansprucht, in der Regel kurz als „Hauptknoten der tiefen Cervicaldrüsen" (sc. sensu strictiori) oder „obersten Knoten der Jugularis-Kette" (im engsten Sinne) bezeichnen.

2. Von dem starken, oben erwähnten abführenden Innengefäss zweigt dicht an seiner Entstehungsstelle ein zweites Stämmchen ab, welches zunächst ähnlich dem vorigen über weichen Gaumen und seitliche Pharynxwand verläuft, dann aber schon hoch oben sich der Art. carot. ext. anschliesst und, in deren Begleitung abwärts ziehend, ebenfalls in die oberste Gruppe der Jugularis-Kette einmündet.

Unterkiefer. Abflüsse nach aussen.

1. Ein Bündel von ca. vier geflechtartig verschlungenen Gefässen, das in der Medianlinie mit dem Geflecht der andern Seite durch einige dicht unter dem Ansatz des Frenulum lab. inf. hinziehende Gefässchen kommuniziert, begleitet die äussere untere Umschlagfalte. Die Gefässe verlaufen teils in, teils unterhalb der Umschlagfalte.

2. Abführende Stämme: Von dem Geflecht an der Umschlagfalte ziehen abführende Gefässe im Kieferperiost schräg und je mehr lateral, desto steiler abwärts zu Submaxillardrüse II. Es sind im ganzen sechs bis sieben Stämmchen, deren Abzweigungen von dem Geflecht an der Umschlagfalte sich über den Kieferrand verteilen. Nur die sonst typisch aus der Molargegend nach medial-abwärts zu Drüse II verlaufenden Stämmchen sind in diesem Präparat nicht injiziert. Da, wo Ober- und Unterkiefergefässe auf der äusseren Kieferfläche zusammentreffen, liegen die Unterkiefergefässe unter denen des Oberkiefers.

Unterkiefer. Abflüsse nach innen.

1. Aus der Gegend des lateralen Incisivus ziehen zwei typische Gefässe an der lingualen Kieferfläche durch den M. mylohyoideus hindurch auf dessen Unterseite zu Submaxillardrüse I.

   Vom lateralen Ende des Alveolarfortsatzes begeben sich drei Stämmchen an der medialen Seite des M. pterygoid. internus hinab. Eines derselben vereint sich mit einem aus dem Oberkiefer entspringenden Stamm (s. oben). Von den beiden andern gabelt sich das eine, sodass man unter dem hinteren Biventerbauch hindurch drei Unterkiefer-Abflussstämmchen in die oberste Gruppe der tiefen Cervicaldrüsen (Jugularis-Kette) einmünden sieht.

Drüsen.

1. Submentaldrüsen wurden weder injiziert noch bei der Präparation gefunden (vgl. S. 824).
2. Im Trigonum submaxillare sinistr. ist Hauptdrüse die Drüse II, von der Grösse etwa einer Erbse. Sie liegt dicht am inneren unteren Kieferrand zwischen diesem und dem M. mylohyoideus[1]) oberhalb der Unterkiefer-Speicheldrüse, auf und dicht medial von der Art. max. ext. Ihre Vasa afferentia umfassen die meisten Aussen-Abflüsse vom Oberkiefer sowie sämtliche Aussengefässe des Unterkiefers, somit also weitaus die Mehrzahl sämtlicher Abflüsse aus dem Injektionsgebiet.

Etwas tiefer unter dem Kieferrand und nach innen zu liegt die Drüsengruppe III. Sie besteht aus drei Knoten, welche einzeln etwas kleiner als Drüse II sind. Zwei von ihnen liegen unter dem unteren Masseter-Ansatz, lateral von der Vena fac. ant., am oberen lateralen Pol der Speicheldrüse, die dritte weiter halsabwärts am Zusammenfluss der V. fac. ant. und post.

Direkte Zuflüsse aus dem Injektionsgebiet erhalten nur die beiden höher und nebeneinander gelegenen Drüsen der Gruppe

[1]) Durch Ausstopfen der Wange und des Mundbodens wurden die Submaxillardrüsen II und III, wie in der Zeichnung ersichtlich, ein wenig aus ihrer ursprünglichen Lage nach aussen auf den Unterkieferrand herausgedrückt.

und zwar jede einen Ast eines aus der Caninus-Gegend des Oberkiefers mit der Vena fac. ant. herabkommenden starken Gefässes.

Drüse I ausnehmend klein, etwa von der Grösse eines Hanfkornes, liegt typisch an der Vena submentalis, da, wo die Anastomose mit der V. sublingualis in sie einmündet, also auf der Unterfläche des M. mylohyoideus lateral vom vorderen Biventerbauch. Sie ist gefüllt durch die typischen beiden Zuflüsse, welche an der lingualen Unterkieferfläche aus der Frontzahngegend durch den M. mylohyoideus hindurch herabkommen.

Wie aus der Zeichnung ersichtlich, sind die submaxillaren Drüsen durch meist stärkere Kommunikationsgefässe miteinander verbunden.

3. In dem durch den Zusammenfluss der Vena facialis communis und der V. jugularis interna gebildeten Winkel liegt die typische Hauptgruppe der tiefen Cervicaldrüsen, bestehend aus drei Lymphknoten von ziemlicher Stärke, die unter sich durch kurze Stämmchen verbunden sind. Die Gruppe erhält direkte Zuflüsse vom Zahnfleisch des Ober- und Unterkiefers auf dem inneren Wege sowie ein Kommunikationsgefäss unter der Speicheldrüse und dem M. biventer her von der Lgl. submaxillaris II (vgl. Fig. 1, Taf. XXVIII).

4. Weitere Drüsenstationen der Jugularis-Kette sind, wie die Abbildung zeigt, teils von der zuletzt beschriebenen Hauptgruppe der tiefen Cervicaldrüsen, teils unter Übergehung derselben von einer der zur Submaxillar-Gruppe III gehörigen Drüsen aus gefüllt.

Rechte Kopfhälfte.

Oberkiefer. Es sind nur Abflüsse nach aussen gefüllt.

1. An der oberen Umschlagfalte ein von vier Gefässen etwa gebildetes Kranzgeflecht, aus welchem zu den Submaxillardrüsen abführen:

2. a) Zwei Gefässe am Mundwinkel vorbei mit der Art. max. ext. abwärts; eines zu Drüse II, das andere unter Überschreitung des Venenbettes nach lateral zu mit zwei Ästen zu Drüse III.
   b) Zwei weitere Gefässe mit der Vena fac. ant. zu Drüse III.
   c) Zwei Gefässe aus der Molargegend zunächst schräg nach medial-abwärts, dann im Bett der Vena fac. ant. zu einem Stamm vereinigt zu Drüse III.

Im Verlaufe dieses letzteren Stammes findet sich etwa in Höhe des oberen Unterkieferrandes lateral von der Vena facialis auf dem M. buccinator eine etwa hirsekorngrosse Schaltdrüse injiziert. Ihrer Lage nach gehört diese Drüse der posterioren Buccinatorgruppe der Wangenlymphdrüsen an (vergl. hierzu Buchbinder [10], Most [40, S. 78]). Ich werde im Zusammenhang noch auf diese Drüsen zurückkommen.

Unterkiefer:

Aussen-Abflüsse.

1. An der äusseren Umschlagfalte ein aus zwei Gefässen gebildetes Geflecht.
2. Abführende Gefässe:
   a). Zwei Gefässe aus der Gegend des Caninus bezw. Praemol. I mit den Aa. lab. inf. und max. ext. zu Lgll. submax. II und III.
   b) Zwei von den lateralen Kieferpartieen ausgehende Gefässe nach medial-abwärts zur Submaxillardrüse II.

Innenabflüsse. Zwei Gefässe ziehen von der Medianlinie aus an der inneren Umschlagfalte entlang bis zum lateralen Ende dieser Falte, senken sich an der Innenseite des M. pterygoid. int. abwärts in die Tiefe und münden, unter der Art. carot. ext. hindurch an der Innenfläche des hinteren Biventerbauches entlang laufend, mit einem sehr starken und einem dünneren Zweig in den obersten Knoten der tiefen Cervicaldrüsen (Jugularis-Kette).

Drüsen.

1. Submentaldrüsen sind nicht injiziert.
2. Im Submaxillar-Dreieck ist die Drüsenanordnung atypisch. Es finden sich vier ganz gleich grosse Drüsen, etwa von Erbsengrösse, zwischen Unterkiefer und oberem Rand der Speicheldrüse in einer Reihe liegend, drei medial, eine lateral von der Vena fac. ant.

Von diesen liegen die beiden am meisten medialen ein wenig für sich und näher zusammen, etwa in der Mitte zwischen den typischen Stellen der Drüsen I und II. Ich möchte daher diese Gruppe als eine Vereinigung der Drüsen I und II betrachten, womit auch die Herkunft ihrer Vasa afferentia übereinstimmen würde. Diese letzteren nehmen ihren Ursprung vom gesamten Unterkiefer (aussen) und aus der Medianpartie des Oberkiefers.

Die Gruppe III wird gebildet aus den beiden anderen Drüsen, von denen eine dicht medial von der Vena facialis ant. liegt und zum Teil noch die Art. max. ext. berührt, die andere lateral von der Vene in dem dicht unter dem Kieferrand gelegenen Vereinigungswinkel der beiden Gesichtsvenen. Die Vasa afferentia dieser Gruppe entstammen dem gesamten Oberkiefer und den mittleren Partieen des Unterkiefers.

Die hiernach überwiegende Bedeutung der Gruppe III findet ihre Erklärung in der Verschiebung der Drüsen-Lageverhältnisse, infolge deren die

Gruppen-Einteilung nur eine ungefähre sein konnte. Die beiden Knoten der Gruppe III sind durch einen starken Verbindungszweig verknüpft, die Gruppen I/II und III dagegen nicht.

Eine typische tiefe Cervicaldrüse, an Grösse fast den vier submax. Drüsen zusammen gleichkommend, in der Gabel zwischen der V. facial. comm. und jugul. int. gelegen, erhält zwei Zuflüsse vom Unterkiefer über die innere Kieferfläche und an den tiefen Halsgefässen herab.

Die beiden Fälle, deren Beschreibung ich nunmehr anschliessen will, umfassen einen Versuch, mittelst verschiedenfarbiger Injektionen in die durch die Art der in ihnen stehenden Zähne unterschiedenen Zahnfleischregionen einen näheren Aufschluss darüber zu erhalten, ob aus einer dieser Regionen die Gefässe vorwiegend zu einer bestimmten Submaxillardrüse hin die Lymphe abführen, mithin sich also, wenigstens in gewissem Grade, eine Sonderung der einzelnen Drüsen nach ihrer Zugehörigkeit zu bestimmten Quellgebieten im Zahnfleisch vornehmen lässt.

Die sonstigen Befunde, sowohl bei dem beschriebenen Fall I, wie bei den übrigen noch zu beschreibenden Fällen, sprechen dagegen. Wir haben bereits erkannt bezw. werden noch ersehen, dass das Quellgebiet der Drüse II den Ober- und Unterkiefer-Alveolarrand in ihrer ganzen Ausdehnung zu umfassen scheint, dass Drüse III, welche ebenfalls Gefässe aus verschiedenen Regionen, aber in relativ geringer Anzahl erhält, eine mehr unterstützende Rolle für die Drüse II hinsichtlich der Aufnahme eines Teiles der Oberkiefergefässe spielt, dass schliesslich der Drüse I allein, eventuell neben den oberen Submentaldrüsen, eine wenn auch beschränkte Zugehörigkeit zum Zahnfleisch der Unterkiefermedianpartieen zuzuerkennen sein wird. Die Sammlung der Abflüsse in ein zusammenhängendes, die Kieferhälften in ihrer ganzen Ausdehnung etwa in Höhe der Umschlagfalten überspannendes Lymphgefässgeflecht dürfte ebenfalls einer strengen Isolierung im Wege stehen. Nur die Annahme, dass die Lymphe eines bestimmten Zahnfleischgebietes normaler Weise die nächsten ihr zur Verfügung stehenden Abflusswege einschlagen wird, ermöglicht es, eine Trennung der einzelnen Drüsen in dem angedeuteten Sinne unter Einschränkungen zu versuchen.

Fall II.

Prot. Nr. 15. 20. April 1906. Weibliche Frühgeburt von ca. 40 cm Länge. Polychrome Injektion des Zahnfleisches der linken Kopfhälfte mittelst der Severeanuschen Farben (vergl. S. 821). Es wurde zunächst die Molargegend mit grüner, darauf die Praemolargegend mit roter, schliesslich die

Frontzahngegend mit blauer Farbe injiziert. Die rechte Kopfhälfte wurde nur blau injiziert.

Linke Seite.

Oberkiefer.

1. An der oberen Umschlagfalte zeigt sich, um den Alveolarfortsatz herumziehend, ein Geflecht von etwa drei Gefässen, deren Farbe nahe der Medianlinie ziemlich rein blau ist, aber nach lateral fortschreitend allmählich mehr und mehr in grün übergeht.
2. Von diesem Geflecht führen im ganzen etwa neun Stämmchen aus allen Teilen des Alveolarrandes über die Wange abwärts, sowohl in Begleitung der Art. max. ext. wie besonders der Vena fac. ant. Sämtliche Gefässe, auch die aus der rot injizierten Praemolargegend, zeigen eine blaugrüne Injektionsfarbe, die sich nur im Oberlauf der aus der Frontzahngegend abführenden Stämmchen mehr dem Blau nähert.

Sechs von den neun abführenden Stämmchen, zu drei dickeren Gefässen zusammenfliessend, münden in die Submaxillaris II, drei in die Submax. III. Die erstere zeigt blaugrüne, die letztere mehr ausgesprochen grüne Färbung.

Auch in den abführenden Stämmchen ist, wie bemerkt, die rote Farbe der Injektion in die Praemolargegend völlig unsichtbar. Es hat also augenscheinlich durch die mit beträchtlichem Druck zuerst erfolgte Injektion der lateralen Endregion des Alveolarrandes eine „Grün"-Füllung des Geflechts an der Umschlagfalte nach medialwärts zu bis in die Regionen der anderen Zahngruppen hinein stattgefunden, welche nur in der Frontzahngegend durch die hier erfolgte Injektion mit dem intensiven blauen Farbstoff verdrängt bezw. verdeckt werden konnte. Auf die Färbung der abführenden Gefässe im wesentlichen mit einer blaugrünen Mischfarbe habe ich bereits hingewiesen.

Im Unterkiefer ist das Bild ein vollkommen entsprechendes.

1. Ein Geflecht von ca. vier um den Kieferrand an der äusseren Umschlagfalte herumziehenden Gefässen zeigt in der Gegend der Frontzähne eine fast blaue Färbung, die nach lateralwärts zu allmählich in ein tiefes Grün übergeht. Entsprechende Färbung zeigen die abführenden

Stämmchen, welche sämtlich in die blaugrüne Submaxillaris II einmünden.

2. Über die linguale Unterkieferfläche hinweg ziehen aus der Gegend der Incisivi die bereits bei Fall I beschriebenen zwei Gefässe durch den M. mylohyoideus hindurch zur Submaxillaris I. Farbe der Gefässe und der Drüse ist blaugrün mit vorherrschendem Blau.

In den Lauf dieser beiden dicht nebeneinander liegenden Stämmchen ist eine blaugrüne, etwa hirsekorngrosse Schaltdrüse eingefügt, welche dem M. mylohyoideus, ebenso wie die Gefässe, an seiner Unterfläche aufliegt. — Was die

Drüsen

anlangt, so sind zunächst Submentaldrüsen nicht injiziert.

Im Submaxillardreieck liegt

Drüse I, etwa erbsengross, typisch am lateralen Rand des vorderen Biventerbauches.

Drüse II besteht aus drei einzelnen Knoten, einem grösseren, zwei kleineren dicht medial von der Art. max. ext. am unteren Kieferrand.

Drüse III besteht aus zwei Knoten, einem grösseren dicht lateral, einem kleineren dicht medial von der V. facialis ant. in typischer Lage.

Zwischen den einzelnen Drüsengruppen verlaufen starke blaugrüne Kommunikationszweige. Die Vasa afferentia der einzelnen Drüsen sind bereits erörtert worden.

Von Drüse III aus zieht ein Gefäss mit der V. fac. comm. zu der Hauptgruppe der tiefen Cervicaldrüsen, bestehend aus einem Knoten in der Gabel der V. fac. comm. mit der Jugularis int. und zwei lateral davon gelegenen Knötchen. Die Färbung auch dieser Drüsen ist naturgemäss blaugrün.

Das Ergebnis dieses Versuches geht also dahin, dass die Submaxillardrüse II die Lymphe aus allen, speziell den medianen und vorderen lateralen Teilen des Oberkiefers sowie vom gesamten Unterkiefer, Drüse III anscheinend vorwiegend aus der Molargegend des Oberkiefers aufnimmt, während zu Drüse I nur Gefässe aus der Mittelpartie des Unterkiefers an dessen Lingualfläche herab verlaufen.

Es wird noch gezeigt werden, dass dieser Versuch das aus allen Fällen zu ziehende Gesamtresultat in seinem Ergebnis bestätigt.

Auf der rechten Gesichtsseite, auf der die gewöhnliche Berlinerblau-Injektion stattfand, ergibt die Präparation nur eine Bestätigung der an früher bearbeiteten Präparaten gewonnenen Befunde.

Oberkiefer. Aussen-Abflüsse:

1. An der oberen Umschlagfalte ein kranzartig um den Alveolarrand herumlaufendes Geflecht von Lymphgefässen.
2. Abführende Gefässe: Fünf aus der Frontzahn- und Praemolargegend zu Submaxillaris II, eines aus der Molargegend mit einem Ast zu Drüse II, mit dem andern zu Drüse III.

Unterkiefer.

1. An der unteren äusseren Umschlagfalte ein Geflecht in typischer Form.
2. Abführende Gefässe: Vier Stämmchen aus der Frontzahn- und Praemolargegend ziehen, zu zwei Stämmen zusammenfliessend, schräg lateral- und abwärts über das Kieferperiost zu Drüse II.
   Aus der Molargegend verläuft ein Gefäss zu Drüse III.
   Aus der Frontzahngegend zieht ein starkes Gefäss an der Lingualfläche des Kiefers, wie sonst, zu Drüse I.

Drüsen. Lage der Submaxillardrüsen I und II normal.

Drüse II besteht aus einem grossen und einem kleinen (Anhangs-) Knoten. Drüse III wird gebildet durch zwei kleine Knoten, die ziemlich tief im Winkel zwischen Vv. facial. ant. und post. liegen.

Die Hauptgruppe der tiefen Cervicaldrüsen ist in typischer Lage vorhanden, aber nicht injiziert.

Submentaldrüsen nicht gefüllt.

Fall III.

Eine weitere polychrome Injektion wurde in Anwendung gebracht bei der Leiche eines Erwachsenen, dessen ausgebildetes, gesundes Gebiss eine Nachprüfung der früheren Befunde zu gestatten geeignet schien. Da die Leiche durch Formol-Alkoholinjektion konserviert und das Gewebe dadurch gehärtet war, so gestaltete sich sowohl Injektion wie Präparation äusserst schwierig, sodass ein vollkommenes Resultat nicht erzielt wurde. Immerhin wurde der Zweck des Versuches mehr oder weniger erreicht.

Prot. Nr. 14. 11. April 1906. Mann von etwa 40—50 Jahren. Injektion des Zahnfleisches der rechten Kopfhälfte, hauptsächlich auf der labial-buccalen Seite und zwar an den Frontzähnen blau, an den Praemolaren rot, an den Molaren grün.

Allgemein bemerkt erscheinen die injizierten Lymphgefässe sehr dünn, nicht stärker als beim Neugeborenen.

Oberkiefer.

1. Entlang der Umschlagfalte sind nur in dem Raum zwischen Frenulum und Vena fac. ant. zwei blaue Gefässchen sichtbar.
2. Abführende Stämme:
   a) Drei blaue Gefässe aus der Gegend der Incisivi bezw. des Caninus im Zwischenraum zwischen Art. max. ext. und V. facialis ant. nach lateral-abwärts ziehend, vereinigen sich zu einem Stamm, der sich aber auf dem Unterkieferperiost wieder in drei Arme teilt: von diesen mündet einer in Submaxillardrüse I, zwei in Submaxillardrüse II.
   b) Aus dem Praemolargebiet entspringt ein feines rotes Stämmchen, welches am oberen Rand des Unterkiefers in den am meisten lateralen Arm des der Frontzahngegend entstammenden Gefässes einmündet. Dieses zieht, wie erwähnt, zu Drüse II.
   c) Aus der Molargegend ziehen zwei grüne Stämmchen im Bett der Vena fac. ant., meist von dieser gedeckt, zum lateralen Pole der Drüse II.

Unterkiefer. Drei zunächst ein Stück an der äusseren Umschlagfalte entlang laufende blaue Gefässe, also aus der Frontzahngegend, begeben sich lateral-abwärts zu Drüse I (zwei Gefässe) und Drüse II (ein Gefäss).

Es folgen dann nach lateralwärts zu zwei rote Stämmchen, in deren Oberlauf an der Umschlagfalte aber keine Injektionsfarbe mehr zu erkennen ist. Ihre Farbe und Richtung weisen auf ihre Herkunft aus der Praemolargegend hin. Sie ergiessen sich in die Mittelpartie der Drüse II.

Aus der unteren Molargegend ziehen zwei Stämmchen nach medial-abwärts unter der Vena fac. ant. hindurch zum lateralen Pole der Drüse II.

Weitere Stämmchen wurden nicht aufgefunden.

Drüsen. Es sind drei Submaxillardrüsen in typischer Lage vorhanden. Drüse II, die grösste, ist reichlich bohnengross, Drüse III etwas kleiner, Drüse I etwa erbsengross.

Die letztere ist blau, Drüse II blaugrün, Drüse III überhaupt nicht gefärbt.

Submentaldrüsen nicht gefüllt.

Aus dem Resultat dieses Injektionsversuches Schlüsse auf das Verhältnis der Submaxillardrüsen zu den Zahnfleischregionen im einzelnen zu ziehen, möchte ich angesichts der unvollkommenen Injektion unterlassen. Nur so viel geht auch aus diesem Präparat hervor, dass Drüse II als Hauptdrüse die Lymphe von allen Teilen des Ober- wie des Unterkiefers bezieht. Für die Frontzahngegend des Ober- wie des Unterkiefers würde nach diesem vereinzelt dastehenden Fall die Drüse I eine erhöhte

Bedeutung gegenüber den Befunden bei Neugeborenen besitzen. Das Ausbleiben einer Füllung bei Drüse III ist auf die unvollkommene Injektion, die in der schlecht zu erreichenden Molargegend besonders schwierig war, zurückzuführen.

Nachdem die bisherigen Beschreibungen, insbesondere die ausführliche Schilderung des Falles I, den Typus des Verlaufes der Zahnfleischlymphgefässe sowie der allgemeinen Anordnung der zugehörigen Drüsengruppen festgelegt haben, darf ich mich in der Beschreibung der noch folgenden Fälle, soweit sie sich im wesentlichen mit den bisherigen Befunden decken und nur bereits Bekanntes bestätigen, kürzer fassen, um dafür nur die neuen und abweichenderen Beobachtungen einer ausführlichen Beleuchtung zu unterziehen. Ich hoffe so die unvermeidlichen, ermüdenden Wiederholungen auf das für die notwendige Vollständigkeit der Arbeit erforderliche Mindestmaß herabsetzen zu können. Die wichtigeren, besonderen Befunde werden durch den Druck hervorgehoben werden.

Fall IV.

Prot. Nr. 1. 27. Oktober 1905. Neugeborener Knabe, injiziert ca. 24 Stunden nach der Geburt. Injektion des gesamten labial-buccalen Zahnfleisches im Ober- und Unterkliefer beider Gesichtshälften.

Linke Gesichtshälfte.

Oberkiefer (nur Aussen-Abflüsse).

1. Entlang der oberen Umschlagfalte zieht von der Medianlinie bis zur Vena fac. ant. zusammenhängend ein Geflecht von zuerst vier, dann drei, schliesslich zwei Stämmchen von allmählich zunehmender Stärke.

   Nahe der Medianlinie dehnt sich dieses Geflecht in die Lippenschleimhaut hinein aus, ohne dass aber aus diesem Nachbargebiet selbständig abführende Stämmchen entspringen.

2. Abführende Gefässe:

   a) Zwei Gefässe, Fortsetzung des unter 1 erwähnten Geflechtes, also Abflüsse etwa aus der Frontzahngegend, ziehen mit der V. fac. ant., dicht medial von dieser, über die Wange herab und fliessen in Höhe des oberen Unterkieferrandes zu einem stärkeren Stamm zusammen, welcher in Lgl. submaxillaris II einmündet.

b) Drei bis vier in der Praemolargegend, ohne sichtbaren Zusammenhang mit dem medial gelegenen Geflecht, auftauchende Stämmchen streben konvergierend dem Bett der V. fac. ant. zu und vereinigen sich zu zwei Gefässen, welche im engen Anschluss an die Vene zu Lgl. submax. II und III ziehen.

c) Ein Gefäss aus der lateralen Endregion des Alveolarfortsatzes, also der Molargegend, verläuft in der Buccinatorfascie am vorderen Masseter-Rand zu Lgl. submax. III.

Unterkiefer. Aussen-Abflüsse:

1. Geflecht an der äusseren unteren Umschlagfalte.
2. Abführende Gefässe: Drei Gefässe anscheinend aus der Frontzahn- und Praemolargegend ziehen auf dem Kieferperiost erst lateral-, dann abwärts, zum Teil unter den Oberkiefergefässen, zu Lgl. submax. II.

Innen-Abflüsse:

1. Aus der Gegend des seitlichen Incisivus bezw. Caninus zieht ein Gefäss an der Lingualfläche des Unterkiefers herab, den M. mylohyoideus durchbohrend, zu Lgl. submax. I.
2. Ein sehr zartes, kurzes Stämmchen, vom Lingualrand des Alveolarfortsatzes etwa in der Medianlinie entspringend, erreicht in vertikalem Verlauf eine Lgl. submentalis.

Drüsen.

1. Regio submentalis: Ein etwa hirsekorngrosses Knötchen an bezw. unter der Basis mandibulae zwischen den beiden vorderen Biventerbäuchen, injiziert.
2. Trigonum submax. sinistrum.
   Drüse I, lateral vom vorderen Biventerbauch zwischen unterem Rand des Kiefers und M. mylohyoideus.
   Drüse II, reichlich erbsengross, dicht am Unterkieferrand auf der Art. max. externa.
   Drüse III: Drei Knoten, davon zwei in Grösse einer mittleren Erbse an der Einmündungsstelle der V. submentalis in die Vena fac. ant., der dritte etwas tiefer, an einer Kommunikation zwischen Vv. fac. ant. und jug. ext., am hinteren Pol der Speicheldrüse, also etwas versprengt.
   Zwischen Drüse II und Gruppe III sowie zwischen den einzelnen Drüsen der Gruppe III ziehen starke Kommunikationsgefässe.
3. Vasa efferentia der Submaxillarstation: Zwei starke, mit der V. facial. comm. verlaufende Stämme injizieren die typische oberste Gruppe der Jugularis-Kette an der Einmündung der V. facialis in die Jugul. int., bestehend aus drei sehr grossen, einer kleineren Drüse.
4. Von dieser Gruppe aus, deren einzelne Knoten durch Gefässe verbunden sind, ziehen drei Stämme zu einer halsabwärts der V. jugul. int. lateral anliegenden Drüse, aus der ein starker Einzelstamm neben der Vene bis zur Abtrennungsstelle des Kopfes führt.

Rechte Gesichtsseite.

Oberkiefer (nur Aussen-Abflüsse).

1. Geflecht an der oberen Umschlagfalte in der Medianpartie, aus welchem zwei Gefässe nach lateralwärts bis zur V. fac. ant. ziehen.
2. Abführende Gefässe:
   a) Aus den unter 1 aufgeführten Gefässen, ferner aus mehreren in der Gegend des zweiten Praemolaren und aus einem in der Molargegend entspringenden Stämmchen bildet sich ein stärkeres Gefäss, welches mit der V. fac. ant., sich gabelnd, zu Lgll. submax. II und III verläuft.
   b) Ferner zieht ein selbständiges Gefäss aus der Molargegend am vorderen Masseterrand herab zu Lgl. submax. II.

Unterkiefer. Aussen-Abflüsse:

1. Geflecht an der Umschlagfalte wie auf der linken Seite, zahlreichere Anastomosen.
2. Drei aus vielen Wurzeln zusammenfliessende abführende Gefässe verlaufen im Zuge der Art. lab. inf. bezw. max. ext. zu Lgl. submax. II.

Innen-Abflüsse: Zwei Gefässe aus der Gegend des lateralen Incisivus ziehen an der Lingualfläche des Kiefers herab zu Drüse I.

Drüsen.

1. Submentaldrüsen sind nicht gefüllt.
2. Trigonum submax. dextrum:
   Drüse I, Gruppe von zwei Knoten, davon einer ziemlich stark, typisch am lateralen Rand des vorderen Biventerbauches.
   Drüse II, stärkste Drüse, von der Grösse einer kleinen Bohne, typisch auf der Art. max. ext. gelegen.
   Drüse III, fast ebenso stark wie II, in typischer Lage dicht lateral von der V. fac. ant.
   Zwischen Drüse II und III ziehen drei starke Kommunikationszweige unter der V. fac. ant. hindurch.
3. Vasa efferentia der Submaxillarstation: Drei starke Stämme entlang der V. fac. comm. zum typisch gelegenen Hauptknoten der tiefen Cervicalgruppe, einer Einzeldrüse, doppelt so gross als Submaxillardrüse II.
4. Von ihr aus verläuft ein starker Stamm mit der V. jug. int. halsabwärts zu einer die nächstgelegene Etappe bildenden kleineren Drüse der tiefen Cervicalgruppe.

Fall V.

Prot. Nr. 5. 8. Dezember 1905. Neugeborener Knabe, sehr starker Kopf, reichliche Fettentwicklung. Mehrere Tage nach der Geburt Injektion des gesamten Zahnfleisches labial-buccal in beiden Kiefern. Präparation des in Formol konservierten Objektes erst nach mehreren Wochen.

Linke Gesichtsseite.

Oberkiefer (nur Aussen-Abflüsse).

1. An der Umschlagfalte nahe der Medianlinie dichtes, in die Lippe herabreichendes Netz, aus dem nach lateralwärts zu zwei stärkere, verschlungene Gefässe sich entwickeln.
2. Abführende Gefässe:
   a) Von den beiden erwähnten Gefässen biegt das eine schon in Höhe des Mundwinkels abwärts und verläuft mit der Lippenarterie bezw. der Art. max. ext., lateral von letzterer, abwärts zu Lgl. submax. II. Aus dem Lippengeflecht erhält dieses Gefäss in seinem Oberlauf drei selbständige Zuflüsse.
   b) Das andere Gefäss zieht an der V. fac. ant., in zwei Zweige sich gabelnd, mit einem derselben zu Drüse II, mit dem andern unter nochmaliger Teilung zu Drüse II und, über die vordere untere Masseter-Ecke hinweg, zu Drüse III.

Unterkiefer. Aussen-Abflüsse:

1. Gefässgeflecht in der Medianpartie an der Umschlagfalte.
2. Abführende Gefässe: Drei Stämmchen, davon zwei mit den Arterien, eins etwas tiefer, ziehen zu Lgl. submax. II, das letztere in eine etwas unterhalb der Hauptdrüse gelegene Anhangsdrüse einmündend.

Innen-Abflüsse: Zwei Gefässe vom Zahnfleisch, etwa aus der Gegend der Frontzähne, ziehen an der lingualen Kieferfläche herab durch den M. mylohyoideus hindurch zu Lgl. submax. I.

Drüsen.

1. Ein etwa an der Grenze zwischen mittlerem und unterem Drittel des Raumes zwischen Kinnbasis und Zungenbein am medialen Rande des vorderen Biventer-Bauches gelegenes Knötchen ist von Lgl. submax. I aus sekundär gefüllt. Dasselbe gehört zur unteren Gruppe der Submentaldrüsen (vergl. Most [40, S. 20]).
2. Trigonum submax. sinistrum:
   a) Bedeutendste Gruppe ist wiederum Drüse II, drei durch starke Kommunikationszweige verbundene Knoten, Hauptknoten bohnengross in typischer Lage, zwei kleinere unterhalb desselben.
   b) Fast ebenso gross als der Hauptknoten der vorigen Gruppe ist die der V. fac. ant. in typischer Höhe dicht lateral anliegende Lgl. submax. III.
   c) Drüse I, höchstens halb so gross als III, liegt ebenfalls typisch am lateralen Rand des vorderen Biventer-Bauches und berührt die V. submentalis. Injektion nur vom Lingualrand der Medianpartie des Unterkiefers aus.
3. Durch besondere Grösse fiel eine nicht injizierte, am unteren Parotis-Zipfel oberflächlich gelegene Lgl. cervical. superficialis auf.

Rechte Gesichtsseite (spärliche Gefässfüllung).

Oberkiefer.

1. In der Frontzahngegend ein Geflecht an der oberen Umschlagfalte, aus welchem
2. ein einziges starkes abführendes Gefäss an der V. facialis ant. entlang abwärts zieht. Dasselbe spaltet sich etwa in der Mitte der Wange, wie ein ein Delta bildender Fluss, in sechs Arme, von denen vier in Lgl. submax. II, zwei in Lgl. submax. III einmünden.

Unterkiefer.

Aus mehreren Würzelchen an der unteren äusseren Umschlagfalte in der Frontzahngegend entwickelt sich ein einziges lateral-abwärts zu Lgl. submax. II ziehendes Gefäss.

Drüsen.

1. Submentaldrüsen nicht gefüllt.
2. Im Submaxillardreieck: Die typischen drei Submaxillar-Lymphknoten, II und III fast bohnengross, I etwas kleiner. Lage der Drüsen typisch, Drüse III ein wenig weiter als sonst, nach lateral zu von der V. fac. ant. abgerückt.

   Drüse I erhält keinerlei Zuflüsse aus dem Quellgebiet und ist nicht gefüllt.
3. Auch auf der rechten Seite findet sich eine durch ihre Grösse auffallende, nicht injizierte Lgl. cerv. superficialis am unteren Parotispol.

Fall VI.

Prot. Nr. 10. 27. Februar 1906. Neugeborener, kräftig entwickelter Knabe, ca. 48 Stunden post partum injiziert. Die Injektion zu versuchen, lohnte sich nur auf der rechten Kopfseite, da linkerseits starke Zerreissungen in der Parotis- und Submaxillargegend von der Geburt her vorhanden waren.

Rechte Gesichtsseite.

Oberkiefer. Abflüsse nach aussen.

1. An der oberen Umschlagfalte von der Medianlinie aus ohne Unterbrechung bis zum lateralen Ende des Alveolarfortsatzes ein Geflecht von zwei, häufig drei und auch vier sich überkreuzenden Lymphgefässstämmchen, welches in der Medianlinie in schon beschriebener Weise mit dem Geflecht der linken Seite — ich hatte dort auch, soweit möglich, einzelne Injektionen in das Zahnfleisch vorgenommen — kommuniziert.
2. Abführende Gefässe:

   a) Von dem Geflecht zweigen in dem Raume vom Caninus etwa bis einschliesslich zweitem Praemolar vier Stämme ab, welche medial, auf und lateral von der Vena fac. ant., mit-

einander anastomosierend, abwärts verlaufen und zwar je zwei zu Lgll. submax. II und III.

b) Ein vom äussersten lateralen Ende des Alveolarfortsatzes entspringendes Gefäss zieht facialwärts auf der Fascia bucco-pharyngea zunächst vom Masseter verdeckt, dann unter letzterem hervortretend unter Einsenkung in das Gesichts-Venenbett zu Lgl. submax. II.

Das ziemlich konstante Vorkommen eines ähnlich verlaufenden Gefässes ist auch von Pólya und v. Navratil (48, S. 129 ff.) beschrieben worden.

Innen-Abflüsse (nach sagittaler Halbierung des Kopfes präpariert).

Vom lateralen Ende des Alveolarfortsatzes entspringen mehrere sich alsbald zu einem starken Gefäss vereinigende Stämmchen. Dieses Gefäss zieht dorsal in der Schleimhaut des weichen Gaumens bezw. der Gaumenbögen abwärts, durchbohrt die Pharynxmuskulatur und ist in der Bucco-pharyngeal-Fascie zu verfolgen bis dicht oberhalb des Zungenbeins. Die Einmündung würde wahrscheinlich in den in nächster Nähe gelegenen obersten Knoten der Jugularis-Kette (Lgll. cervic. prof.) erfolgt sein, wenn die Injektionsflüssigkeit nicht vorher Halt gemacht hätte.

Unterkiefer. Aussen-Abflüsse:

1. Ein in der Medianlinie mit dem Geflecht der Gegenseite kommunizierender Kranz von drei bis vier Gefässen zieht um den Alveolarfortsatz an der äusseren unteren Umschlagfalte herum.
2. Abführende Gefässe:
   a) Zwei Gefässe, aus der Gegend etwa des zweiten Praemolaren abzweigend, ziehen auf dem Periost zu Lgl. submax. II.
   b) Drei Gefässe, jedes mit mehreren Würzelchen aus der Molargegend entspringend, münden in mehr senkrechtem Verlauf ebenfalls in Lgl. submax. II.

Innen-Abflüsse:

1. Von einer Injektionsstelle am inneren Zahnfleischrand etwa der seitlichen Incisivusgegend entwickelt sich ein an der Lingualfläche abwärts bis zur Übergangsstelle des Zahnfleisches in die Mundbodenschleimhaut ausgebreitetes, dichtes Lymphgefässnetz.

   An dieser Übergangsstelle bilden sich aus dem Netz zwei Gefässe, welche wiederum kranzartig an der inneren unteren Umschlagfalte entlang bis zum lateralen Ende dieser Falte verlaufen.
2. Von hier aus biegt ein sich aus den Parallelgefässen entwickelndes stärkeres Gefäss schräg nach unten um und zieht zunächst zwischen den Mm. pterygoid. int. und hyoglossus, dann in der Bahn der grossen Halsgefässe abwärts bis oberhalb des Zungenbeins, wo der Injektionsfarbstoff verschwindet, und zwar ebenfalls in der Nähe der oben erwähnten tiefen Cervicaldrüsengruppe.

Noch während des Verlaufes dieser Abflussbahnen an der inneren Umschlagfalte zweigen von ihnen am lingualen Kieferrande zwei Gefässe ab, welche den M. mylohyoideus durchbohren und bis dicht vor die Lgl. submax. I,

vor der sie bei der Präparation der Aussen-Abflüsse versehentlich abgeschnitten wurden, zu verfolgen sind.

Was schliesslich die

Drüsen

anlangt, so besteht im Trigonum submaxillare dextrum die Drüse I aus zwei an typischer Stelle gelegenen Knoten. Die Drüsengruppe ist sekundär von Drüse II und, wie erwähnt, wahrscheinlich durch Innen-Abflüsse des Unterkiefers gefüllt.

Drüse II besonders stark entwickelt. Zwei starke Lymphknoten typisch der Art. max. ext. medial und lateral angelagert.

Drüse III ist eine Gruppe von drei Lymphknoten; der Hauptknoten, in der Grösse der die Gruppe II bildenden Knoten, liegt tiefer als sonst, in der hochgelegenen Gabel, welche durch den Zusammenfluss der Vv. fac. ant. und post. gebildet wird. Die beiden andern Drüsen dieser Gruppe liegen an der Vena facialis communis, am lateralen Rand der Speicheldrüse, die obere dicht unterhalb der Hauptdrüse III. Da diese beiden Drüsen, welche keine selbständigen Vasa afferentia haben, nur von den beiden Drüsen der Gruppe II mit drei Stämmchen sekundär gefüllt werden und keinerlei Kommunikation mit der Hauptdrüse III aufweisen, so müsste hieraus, obwohl ihre Lage sie zu Drüse III hinweist, ihre Zugehörigkeit zu Drüse II eventuell angenommen werden. Es ist dies einer der wenigen Fälle, in denen die Anwendung des Stahrschen Dreiteilungsvorschlages für die Drüsen der Submaxillar-Region auf Schwierigkeiten stösst. In der Submaxillar-Region haben wir in diesem Falle also sieben einzelne Lymphknoten.

Erwähnt sei noch, dass von der lateralen Drüse der Gruppe II ein besonders starker Stamm nach abwärts an der V. facial. communis entlang und schliesslich unter dieser hinweg in die, in diesem Falle ziemlich kleine, oberste der tiefen Cervicaldrüsen (Jugularis-Kette) in der Gabel zwischen Vv. facial. comm. uud Jugularis int. sich einsenkt. Ausserdem führen von Gruppe II drei starke Kommunikationsgefässe zum Hauptknoten der Gruppe III.

Submentaldrüsen sind vorhanden, jedoch nicht injiziert.

Fall VII.

Prot. Nr. 13. 4. April 1906. Neugeborenes Mädchen. Zeitlicher Zwischenraum zwischen Geburt und Injektion war nicht mehr festzustellen wegen fehlender Angaben. Injektion des gesamten Zahnfleisches beiderseitig.

Die Präparation ergibt, dass nur Aussenabflüsse, diese aber reichhaltig, gefüllt sind. Kommunikation der Gefässe beider Seiten in der Medianlinie sowohl im Ober- wie im Unterkiefer.

Rechte Gesichtsseite.

Oberkiefer.

1. Kranzgeflecht um den ganzen Alveolarfortsatz herum, bestehend aus etwa drei verschlungenen Gefässen, teils oberhalb, meist unterhalb der oberen Umschlagfalte.

2. Abführende Gefässe:
   a) Ein Gefäss, in Höhe des Mundwinkels abzweigend, folgt dem Lauf der Art. max. ext. und mündet, nachdem es einen Ast in das Bett der V. facialis anterior zu dort verlaufenden Gefässen abgegeben hat, mit zwei Armen in die Lgl. submax. II.

   Von besonderem Interesse erscheint der Verlauf des lateralen der beiden letztgenannten Arme. Dieser schweift nämlich stark nach lateralwärts aus und gelangt so schliesslich auf die dem M. mylohyoideus anliegende innere Seite der Drüse III. Obwohl er also diese Drüse berührt, sendet er kein Ästchen in sie hinein, sondern kehrt, an ihr vorbei, zu Drüse II zurück. Dieses charakteristische Vorbeiziehen eines Gefässes an einer unmittelbar benachbart gelegenen Drüse, auf das Stahr (59) verschiedentlich aufmerksam macht, fand ich beim Menschen selten, häufiger dagegen und sehr eklatant bei Tieren.
   b) Zwei Gefässe aus den lateralen Oberkiefer-Zahnfleischpartieen ziehen zu Lgll. submax. II und III.

Unterkiefer.

1. An der äusseren Umschlagfalte entlang ziehen zwei miteinander verflochtene Gefässe um den ganzen Alveolarfortsatz kranzartig herum.
2. Abführende Gefässe:

   Von diesen Gefässen aus zweigen, über den Umkreis des Alveolarrandes verteilt, sechs Stämmchen ab, die sämtlich zu Drüse II verlaufen. Je nach der Verschiebung ihrer Abgangsstelle gegen die Lage der Drüse II ist ihre Richtung, von der Medianlinie aus angefangen, zunächst schräg lateral-abwärts, dann mehr senkrecht und beim letzten Gefäss schräg nach medial-abwärts. Alle streben dem Bett der Art. max. ext. zu, die sie bis zur Drüse auf eine kurze Strecke begleiten. Soweit sie mit den Oberkiefergefässen zusammentreffen, liegen die Unterkiefergefässe tiefer als die Oberkiefergefässe dem Periost unmittelbar auf.

Drüsen.

1. Besonders reichliche Entwicklung von nicht injizierten Submentaldrüsen, fünf Lymphknoten, zwei zur oberen, drei zur unteren Gruppe (Most [40, S. 20]) gehörig.
2. Im Submaxillardreieck ist:

   Drüse II, wie fast stets, die Hauptdrüse sowohl nach Grösse wie nach Zahl der Zuflüsse. Sie liegt typisch auf der Art. max. ext.

   Drüse III, der vorigen an Grösse wenig nachgebend, liegt nicht lateral, sondern ausnahmsweise medial von der V. fac. ant. in dem Winkel mit der V. submentalis. Die Gesichtsarterie und -Vene liegen weiter auseinander, als in den meisten andern Präparaten.

   Drüse I ist in der Entwicklung zu Gunsten der beiden andern Drüsen zurückgeblieben; sie ist trotz sonst reichlicher Gefässfüllung,

allerdings bei nicht injizierten Innen-Abflüssen aus dem Unterkiefer, ihren häufigsten Vasa afferentia, weder direkt noch sekundär gefüllt. Ihre Lage ist etwas tiefer als normal, am Biventer herabgerückt.

Linke Gesichtsseite.

Oberkiefer.

1. Geflecht aus drei Gefässen an der Umschlagsfalte entlang um den ganzen Alveolarfortsatz.
2. Abführende Gefässe:
   a) Ein Gefäss aus der Mittelpartie am Mundwinkel herab mit der Art. max. ext. zu Lgl. submax. II.
   b) Zwei starke Stämme aus der Praemolargegend mit der V. fac. ant., in je zwei Äste sich gabelnd, abwärts. Von den vier Ästen mündet einer in Lgl. submax. II, drei in Lgl. submax. III.

Unterkiefer.

1. Gefässkranz aus feinen Stämmchen an der äusseren Umschlagfalte.
2. Fünf bis sechs abführende Stämme, ziemlich stark, aus allen Teilen des Alveolarfortsatzes abzweigend, ziehen sämtlich zu Lgl. subm. II.

Drüsen.

Regio submentalis: siehe oben rechte Seite.

Trigonum subm. sinistrum:

Drüse I ausserordentlich klein, tiefer als normal gelegen und nicht injiziert. Befund analog dem der rechten Seite.

Drüse II typisch gelegen in normaler Grösse. Ihre Rolle als Hauptdrüse auch für die Oberkiefer-Abflüsse hat sie in diesem Falle abgetreten an

Drüse III, die dementsprechend auch besonders stark entwickelt ist. Sie besteht aus zwei Knoten, jeder von der Grösse einer kleinen Bohne. Die Gruppe hat wieder die tiefe Lage an der Gabel zwischen Vv. fac. ant. und post., eine Drüse in der Gabel, die andere medial von derselben.

Von den Knoten ist nur der laterale gefüllt.

Der Vollständigkeit halber schliesse ich nunmehr noch eine kurze Aufzählung der übrigen zur ersten Reihe gehörigen Fälle an, bei denen es sich zum Teil um ältere und eine weniger vollkommene Gefässfüllung aufweisende Präparate handelt, unter kurzer Hervorhebung der, abgesehen von Einzelheiten, nichts wesentlich Neues bietenden Befunde.

Fall VIII.

Prot. Nr. 3. 17. November 1905. Neugeborenes Mädchen, ca. acht Tage nach der Geburt injiziert. Injektion des gesamten Zahnfleisches an der Labial-Buccal-Seite.

Rechte Seite.

Oberkiefer.

1. Geflecht aus drei Gefässen an der Umschlagfalte.
2. Abführende Gefässe:
   a) Aus der Frontzahn- und Praemolargegend drei Stämmchen zur Submax. II.
   b) Aus der Molargegend ein in drei Äste sich spaltendes Gefäss zu Drüse III.

Unterkiefer.

1. Geflecht aus drei Gefässen an der äusseren Umschlagfalte.
2. Drei abführende Gefässe zu Drüse II.

Drüsen.

Trigonum submax. dextrum:

1. Drei einzelne Drüsen in typischer Lage. Drüse I ist nur sekundär von II aus gefüllt. Die direkten Zuflüsse, die sonst meist an der Lingualfläche des Unterkiefers herablaufen, fehlen.
2. Von Drüse I aus zieht ein Gefäss quer über den vorderen Biventer-Bauch zu einer am medialen Rande desselben dicht oberhalb des Zungenbeins gelegenen, injizierten Submentaldrüse (untere Gruppe, vgl. Fall V, S. 840).
3. Ein vom Submax. II ausgehendes Gefäss mündet in den obersten Knoten der tiefen Cervicaldrüsen (Jugularis-Kette).

Linke Seite.

Unvollkommene Injektion.

Oberkiefer.

Drei Stämme zu Drüse II.

Unterkiefer.

Keine Gefässe gefüllt. Submaxillardrüsen liegen typisch.

Drüse I ist nur sekundär von II aus, Drüse III gar nicht gefüllt.

Submentaldrüsen nicht gefüllt.

Fall IX.

Prot. Nr. 4. 6. Dezember 1905. Neugeborener Knabe. Drei Tage nach der Geburt injiziert.

Rechte Seite.

Oberkiefer.

1. An der Umschlagfalte entlang ziehen zwei Gefässe nach lateralwärts bis zum Bett der V. fac. ant.
2. Abführende Gefässe:
   a) Aus der Gegend der Frontzähne und Praemolaren drei Stämme im Bett der V. fac. ant. zu Drüse II.
   b) Aus der Molargegend zwei Gefässe am vorderen Masseter-Rand entlang, von denen eins zu Drüse II, eins zu Drüse III zieht.

Zwischen allen Gefässen Anastomosen.

Unterkiefer.

Es sind nur abführende Stämmchen im Periost der äusseren Kieferfläche festzustellen.

Aus der Gegend der Frontzähne ziehen zwei Gefässe nach lateral-abwärts, je eines zu Drüse II und III.

Ein drittes Gefäss, dessen Oberlauf bis nahe der Medianlinie in die Frontzahngegend zu verfolgen ist, begibt sich über die äussere Kieferfläche hinweg, unter den Oberkiefergefässen hindurch, zu Drüse III.

Drüsen im Submaxillar-Dreieck:

Drüse I besteht aus einer Gruppe von fünf kleinen Knötchen in typischer Lage.

Drüse III liegt in der Gabel zwischen Vv. fac. ant. und post., also tiefer als normal.

Drüse II ist die grösste Drüse; ihre Lage ist die typische.

Zwischen den Drüsen Kommunikationsgefässe.

Submentaldrüsen nicht gefüllt.

Linke Seite.

Oberkiefer.

Es ist nur ein zu Drüse II ziehendes Gefäss im Bett der Vena facialis ant. festzustellen.

Unterkiefer.

Zwei Gefässe ziehen aus der Medianpartie des Unterkiefer-Zahnfleisches mit der Art. lab. inf. bezw. maxill. ext. zu Drüse II und mit einem Ast zu Drüse III.

Drüsen.

Die drei Submaxillardrüsen liegen typisch, Drüse II ist von besonders auffallender Grösse. Drüse I ist nur sekundär von II aus gefüllt und sehr klein. Submentaldrüsen nicht gefüllt.

Fall X.

Prot. Nr. 6. 18. Januar 1906. Neugeborener Knabe, drei bis vier Tage post partum injiziert. Injektion des gesamten Zahnfleisches.

Nur die linke Seite war für die Zwecke dieser Arbeit verwendbar, da auf der rechten Seite versehentlich eine Injektion von andern Gesichtsweichteilen ausser dem Zahnfleisch nachträglich stattgefunden hatte. Eine Präparation der Zahnfleischgefässe allein liess sich mit Rücksicht auf die teilweise oberflächlicher verlaufenden Gefässe aus den andern Injektionsgebieten nicht vornehmen.

Linke Seite.

Oberkiefer.

1. An der oberen Umschlagfalte entlang ein Geflecht, gebildet aus mehreren, ca. drei Gefässen.
2. Abführende Gefässe:
   a) Aus der vom Zahnfleisch aus indirekt mitinjizierten Oberlippe ein Gefäss zu Drüse II, mit einem starken Zweig zu Drüse III.

b) Aus dem Zahnfleisch der Incisivus- bis Praemolargegend drei Gefässe zu Drüse II.
c) Aus der Molargegend ein Gefäss zu Drüse III.

Unterkiefer.

1. An der äusseren unteren Umschlagfalte ein Kranzgeflecht aus zwei Gefässen.
2. Nur aus der Praemolar-Gegend zweigen zwei Stämmchen ab zu Drüse II.

Drüsen.

1. Submentaldrüsen nicht gefüllt.
2. Im Submaxillar-Dreieck liegen:

   Drüse II typisch medial von der Art. max. ext. am Unterkieferrand.

   Drüse III hat die tiefe Lage im Winkel zwischen Vena fac. ant. und post.

   Drüse I dagegen ist unauffindbar.
3. Von Drüse II führt ein dicker Zweig an der Vena fac. comm. entlang zu dem bekannten typisch gelegenen Anfangsknoten der Jugularis-Kette. (Lgl. cerv. prof.)

Fall XI.

Prot. Nr. 7. 19. Januar 1906. Weiblicher Fetus von ca. 35 cm Länge, vor drei Tagen geboren. Zahnfleisch-Injektion.

Linke Seite.

Oberkiefer.

1. An der Umschlagfalte entlang um den Alveolarfortsatz herum ein Kranzgeflecht von zwei bis vier Gefässen.
2. Abführende Gefässe:

   Vier Stämmchen, auf die ganze Kieferhälfte verteilt, ziehen an der Wange abwärts unter teilweiser Gabelung.

   Drei Zuflüsse, davon zwei aus der Molargegend, münden in Drüse II, die übrigen in Drüse III.

Unterkiefer.

1. An der äusseren unteren Umschlagfalte zwei Kranz-Gefässe.
2. Abführende Stämmchen:

   Eins aus der Incisivus-Gegend, drei dicht nebeneinander aus der Praemolar-Gegend zu Drüse II.

Drüsen.

Im Submaxillardreieck ist

Drüse I nicht auffindbar. (Bei der ausserordentlich geringen Grösse des Objekts vielleicht — da nicht injiziert — mit fortpräpariert.)

Drüse II und III sind Einzeldrüsen in typischer Lage, durch ein starkes Kommunikations-Gefäss verbunden.

Keine gefüllten Submentaldrüsen.

Rechte Seite.

Oberkiefer.

1. Nur ein Gefäss zieht an der Umschlagfalte um den Alveolarwulst herum.
2. Abführende Stämmchen:

   Im Ganzen zweigen drei Gefässchen von der Umschlagfalte in den drei Kieferregionen ab. Das am meisten mediale zieht zu Drüse II, die beiden andern zu Drüse III.

Unterkiefer.

Es ist nur ein Stämmchen, aus der Caninusgegend über die äussere Kieferfläche zu Drüse II verlaufend, zu erkennen.

Drüsen im Submaxillar-Dreieck:

Drüse I ist in typischer Lage vorhanden, jedoch nicht gefüllt.

Drüse II ist wieder die grösste Drüse.

Drüse III besteht aus vier kleinen Knötchen, welche, zwei medial, zwei lateral der Vena facialis anterior oberhalb und unterhalb der Einmündungsstelle der V. submentalis anliegen. Nur die beiden oberen dieser Knötchen sind gefüllt.

Keine gefüllten Submentaldrüsen.

Tiefe Injektion des Zahnfleisches und der Alveolen beim Neugeborenen bezw. Fetus.

In diesem Abschnitt möchte ich die Beschreibung von drei Fällen bringen, in denen die Injektion hinsichtlich der Tiefe des Einstiches ein wenig modifiziert wurde. Es ergaben sich hierdurch unerwartet neue Lymphbahnen, deren Verlauf einen wertvollen Beitrag zu bieten imstande ist für die Entscheidung der Frage, ob die bisher für das Zahnfleisch als regionäre Drüsen in Anspruch genommenen Submaxillardrüsen auch für die Zähne selbst als zugehörig zu betrachten sind, wenn diese letzteren, d. h. ihre Pulpa, wie noch nachzuweisen sein wird, ebenfalls Lymphbahnen besitzen.

Zur Injektion wurden zunächst benutzt zwei Feten von ca. 31 und 35 cm Länge, also etwa im sechsten bis siebenten Fetalmonat. Bei beiden wurde die Glaskanüle der Injektionsspritze nicht oberflächlich, wie sonst, in das Zahnfleisch eingestochen, sondern in die Tiefe in Richtung auf die Alveolen hin, über deren genaue Lage ich mich an andern Kinderleichen vorher informiert hatte. Der Einstich wurde so tief geführt, dass ich hoffen konnte, das Zahnfleisch in der Tiefe in unmittelbarer Nachbarschaft der bekanntlich nach dem Alveolarrand zu offenen

Alveolen, bezw. den Inhalt der Alveolen selbst. die ziemlich starke Bindegewebslage zwischen Zahnsäckchen und der periostalen Auskleidung der Alveole oder aber sogar Zahnsäckchen und Zahnpapille. d. h. die embryonale Zahnpulpa, zu injizieren.

Bei dem kleineren Fetus lag mir ausserdem daran, festzustellen. wie weit bereits in diesem Frühstadium die Entwicklung des von mir bearbeiteten Zahnfleisch-Lymphgefässsystems vorgeschritten ist.

Was diese letztere Frage anlangt, so ergab sich, wie ich gleich vorwegnehmen möchte, dass Lymphgefässe sowohl wie Drüsen, wenn auch dünn und klein, so doch vollkommen typisch in Verlauf bezw. Lage bereits ausgebildet waren. Die Beschreibung der Fälle, die ich nunmehr folgen lasse, wird dies erläutern.

Fall XII.

Prot. Nr. 9. 23. Februar 1906. Männlicher Fetus von ca. 31 cm Länge.

Nach Injektion der Incisivus-Gegend wurde der Kopf behufs Erleichterung der weiteren Injektion sagittal halbiert. Tiefe Injektion, wie oben beschrieben. Rechterseits keine Gefässfüllung. Die linke Schädelhälfte wurde zunächst mit der Lupe, soweit möglich, auspräpariert und in Formalin eingelegt. Nach mehreren Tagen wurde dieselbe durch Entfernung der hinteren Schädelpartieen und des Schädeldaches tunlichst verkleinert und nach Entwässerung in steigendem Alkohol behufs Erreichung einer gewissen Durchsichtigkeit mit Xylol durchtränkt. Zur darauffolgenden Betrachtung des Objektes in Xylol verwandte ich eine Leitzsche Stativlupe. Das durchfallende Licht des Lupenspiegels liess die tiefblau injizierten Gefässe deutlich aus dem mehr oder weniger durchsichtigen Gewebe hervortreten.

Ich habe dieses leider etwas kostspielige Aufhellungsverfahren mit Vorteil bei kleineren Präparaten häufig angewandt.

Die Lupenbetrachtung ergibt nun folgendes Resultat:

Rechte Gesichtsseite.

Oberkiefer.

Aus einem dichten Gefässgeflecht in Höhe der Umschlagfalte führen drei Stämmchen, die sich später, am oberen Rand des Unterkiefers, zu einem stärkeren Gefäss vereinen, zwischen Art. max. ext. und V. fac. ant. abwärts zur Submaxillardrüse II.

Unterkiefer.

Aus einem Geflecht an der Umschlagfalte ziehen 3 Stämmchen, ziemlich parallel, lateral abwärts zur Submaxillardrüse I hin.

Drüsen.

Die Submaxillardrüsen I und II sind typisch gelegene Einzelknoten, Drüse III besteht aus drei Drüschen, von denen aber nur eines injiziert ist.

Submentaldrüsen nicht gefunden.

Besondere Ergebnisse:

Im Oberkiefer sieht man ausser den beschriebenen, dem Zahnfleisch entstammenden Lymphgefässen 5—6 Stämmchen zum Teil in Begleitung der Vena facialis anterior im Oberkieferperiost oberhalb der Umschlagfalte herabkommen aus der Gegend des Foramen infraorbitale bezw. des unteren Orbitalrandes. In dichtem Anschluss an die Vene ziehen nur zwei dieser Stämmchen, sie vereinigen sich etwa in Höhe des Mundwinkels mit den Oberkieferzahnfleisch-Gefässen zu dem einen bereits oben erwähnten, in die Submaxillaris II einmündenden Stamme. Die anderen begeben sich aus der Gegend des Foramen infraorbitale zunächst lateralwärts bis etwa in Höhe des lateralen Augenwinkels und ziehen dann, sich stets lateral von der Gesichtsvene haltend, abwärts, um ebenfalls zum Schluss in einen stärkeren Stamm zusammenfliessend, in die Drüse III einzumünden.

Um nun genaueren Aufschluss über den Ursprung dieser aus dem Foramen infraorbitale bezw. auch aus kleinen Neben-Foramina heraustretenden Gefässe im Kiefer selbst zu erhalten, wurden die Alveolen und ihre Umgebung durch Fortnahme des Orbital-Bodens und des Gaumens von palatinalwärts her freigelegt.

Es zeigten sich sämtliche fünf Alveolen stark mit Injektionsfarbe gefüllt und über ihnen, in dem schmalen, mit schwammigem Knochengewebe teilweise angefüllten Raum[1]) bis zum Boden der Orbita, ein dichtes Netz

[1]) Bekanntlich zeigt gerade dieser Teil des Schädels beim Embryo bezw. Neugeborenen noch wesentliche Bau-Unterschiede gegenüber den Kieferverhältnissen des ausgebildeten Schädels. Es sei hierüber folgendes bemerkt: Ein Kieferkörper ist kaum vorhanden. Der Alveolarfortsatz steigt bis an den Nasenboden bezw. mehr lateralwärts an den Boden der Orbita empor, sodass die untere Wand der Augenhöhle mit der vierten und fünften Alveole, der Canalis infraorbitalis mit der vierten Alveole im Kontakt steht, die Schneidezahn-Alveolen wölben den Nasenboden leicht gegen die Nasenhöhle vor. Die Kieferhöhle bildet beim Neugeborenen eine kleine Vertiefung an der äusseren Nasenwand von sehr geringer Höhe, deren vorderes Ende knapp hinter dem Sulcus lacrimalis sich befindet. Die Höhle stösst lateralwärts an den Canalis infraorbitalis. Dieser letztere liegt nicht frei, wie im ausgebildeten Zustande,

von Gefässen, aus dem heraus dann die von aussen präparierten Lymphgefässstämmchen auf die faciale Kieferfläche treten.

Es führen hiernach also Lymphgefässe aus den tiefsten Schichten des Zahnfleisches bezw. aus den Alveolen nicht nur durch das Zahnfleisch selbst, sondern auf einem Umwege, wahrscheinlich den Zahn-Blutbahnen auf einem Teil ihres Weges folgend, durch die Knochenspongiosa über den Alveolen hindurch, aus dem Foramen infraorbitale und dessen Umgebung und schliesslich auf der Wange abwärts zu den submaxillaren Drüsen.

Eine Bestätigung findet dieser Befund durch die weiteren Präparate, bei denen eine noch reichere Injektion der in Betracht kommenden Bahnen erzielt worden ist.

Fall XIII.

Prot. Nr. 8. 31. Januar 1906. Männlicher Fetus, ca. 35 cm lang. Im Unterkiefer wurden die Alveolen der Incisivi und Canini durch Abtragen des deckenden Zahnfleisches freigelegt und ein Einstich in die Zahnkeime, mit scharfem Ruck bei möglichst spitzer Kanüle, vollführt. Der übrige Unterkiefer sowie der gesamte Oberkiefer wurden in der bei Fall XII beschriebenen Weise durch tiefen Einstich in das Zahnfleisch in Richtung auf die Alveolen, ohne Freilegung derselben, injiziert. Der Kopf wurde durch Sagittalschnitt halbiert, beide Hälften in Formol konserviert. Die nach einigen Tagen vorgenommene Präparation ergab das folgende von den bisherigen Befunden in Einzelheiten abweichende Resultat:

Rechte Gesichtsseite.

Aus dem Foramen infraorbitale, und zwar in diesem Falle anscheinend nur aus diesem, nicht aus der Nachbarschaft, soweit dies durch Präparation sich feststellen liess, treten vier starke Lymphgefässe auf die faciale Fläche der Maxilla.

sondern ist in schwammiges Knochengewebe, besonders nach dem Jochfortsatz zu, eingehüllt.

Hinsichtlich der inneren Bauverhältnisse der Alveolarfortsätze, der Zahnfächer, der Nischen für die bleibenden Zähne, der Struktur der Zahnkeime verweise ich auf die sehr eingehende Beschreibung aller dieser anatomischen Verhältnisse in dem von Zuckerkandl bearbeiteten Teil „Makroskopische Anatomie“ des Handbuches der Zahnheilkunde, herausgegeben von Dr. J. Scheff. Bd. I. 1902. S. 129—216.

Von diesen zieht eines, nachdem es sich bald in zwei weiterhin parallel laufende Stämmchen geteilt hat, direkt lateralwärts nach dem Ohr zu. Die beiden Stämmchen füllen eine starke etwa in Höhe des Tragus in der Tiefe der Parotis-Substanz gelegene Lymphdrüse.

Von dieser Lymphdrüse aus ziehen durch die Substanz der Speicheldrüse hindurch nach abwärts in Begleitung der dort verlaufenden Art. temp. superficialis bezw. Vena fac. post. fünf Gefässe, welche noch zwei weiter abwärts der Art. temporal. superf. aufliegende kleinere Drüsenstationen füllen. Von der unteren dieser Stationen zieht ein starker Stamm in ziemlich gewundenem Verlauf unter dem hinteren Bauch des M. biventer hindurch zu der sich wieder typisch in der von V. fac. comm. und V. jugul. interna gebildeten Gabel präsentierenden Hauptstation der tiefen Cervicaldrüsen, zwei starken Drüsen, welche ausserdem noch Innen-Zuflüsse vom Zahnfleisch des Ober- und Unterkiefers, also auf dem Gaumenwege bezw. an der lingualen Fläche des Unterkiefers entlang, erhalten.

Von hier aus ist der Injektionsstrom aber noch weiter gedrungen. Zunächst ist eine lateral von der V. jugularis unter dem M. sternocleidomastoideus etwas tiefer als die vorerwähnte Anfangsstation gelegene Gruppe von insgesamt 10 kleineren Drüsen-Individuen, die sämtlich durch kleine Stämmchen miteinander in Verbindung stehen, gefüllt. Von der tiefst gelegenen Drüse dieser Gruppe führt ein ausnehmend starkes Gefäss an der V. jugularis abwärts zu einer an der Kreuzung dieser Vene mit dem M. omohyoideus befindlichen Drüse und durch diese reichlich gefüllte Drüse hindurch noch weiter abwärts bis zur Abtrennungsstelle des Kopfes vom übrigen Körper. (Die Abtrennung erfolgte vor der Präparation).

Die andern drei aus dem Foramen infraorbitale heraustretenden Gefässe folgen im allgemeinen dem Lauf der Vena facialis ant. Nur eines, das am meisten laterale, biegt etwa in Höhe des oberen Unterkieferrandes scharf nach lateralwärts ab und zieht quer über den unteren Teil des Masseter zu einer starken, am unteren Parotispol gelegenen oberflächlichen Cervicaldrüse.

Die beiden im Bett der V. fac. ant. verbleibenden Gefässe ziehen je eines zu den typisch gelegenen Submaxillar-Drüsen II und III.

Diese beiden Drüsen erhalten ausserdem, wie sonst, noch äussere Zuflüsse aus dem Zahnfleisch des Ober- und Unterkiefers. Von der Umschlagfalte beider Kiefer sieht man je zwei Gefässe in gewöhnlicher Weise zum Submaxillardreieck ziehen, die beiden Oberkiefergefässe auf einer kurzen Strecke zu einem Gefäss vereint. Diese letzteren Gefässe verlaufen zu Drüse II und III, während die beiden Unterkiefergefässe, in ihrem ganzen Lauf getrennt, in Drüse II einmünden.

Die Submaxillardrüse I ist, wie häufig, nicht gefüllt.

Keine gefüllten Submentaldrüsen.

Dieses Präparat bringt ferner wiederum eine Injektion der vom Zahnfleisch aus nach palatinal- bezw. lingualwärts abführenden „inneren“ Abflusswege.

Im Oberkiefer verlassen zwei starke Gefässe das laterale Ende des Alveolarfortsatzes, ziehen auf dem bereits beschriebenen (S. 827) Wege über weichen Gaumen, Pharynxwand abwärts und gelangen schliesslich, in einem Teil ihres Laufes um die Art. lingualis sich herumschlängelnd, zum medialen Knoten der bekannten Anfangsgruppe der Jugularis-Kette der Lgll. cervicales profundae.

Im Unterkiefer zieht etwa von der Kiefermitte aus ein Stamm an der Lingualfläche des Kiefers, die innere untere Umschlagfalte entlang bis zum lateralen Ende derselben, alsdann in mehrere Ästchen zergliedert an der Innenfläche des M. pterygoideus int. abwärts, bis er schliesslich, in der Nähe der Abzweigung der Art. lingualis von der Carotis ext. angelangt, über diese letztere hinweg sich in den lateralen Knoten der Hauptstation der tiefen Cervicaldrüsen einsenkt.

Verbindungen zwischen den Submaxillardrüsen und den zahlreich gefüllten tiefen Cervicaldrüsen sind auf dieser Halsseite nicht injiziert worden.

Linke Seite.

Auch hier treten etwa vier Stämmchen in der Gegend des Foramen infraorbitale auf die faciale Wand des Oberkiefers heraus. Sie begeben sich, ein starker, drei zartere Stämme in das Bett der Vena fac. ant., nehmen in Höhe des Mundwinkels noch zwei Zuflüsse aus dem Oberkiefer-Zahnfleisch auf und münden, schliesslich zu zwei stärkeren Gefässen vereint, in die Submaxillardrüsen II und III.

Die Submaxillaris II erhält auch zwei Unterkiefergefässe, die auf der äusseren Kieferfläche herabkommen.

Die Lgl. submax. I ist auch auf dieser Seite vorhanden, aber nicht mit Farbstoff gefüllt.

Lgl. submax. II liegt typisch der Art. max. ext. auf.

Lgl. submax. III besteht aus einer starken Drüse dicht lateral von der V. fac. ant. und einem etwas tiefer gelegenen Anhangsknoten. Dieser Anhangsknoten ist gefüllt sowohl von Drüse II wie III aus.

Ferner ist wiederum injiziert der Hauptknoten der tiefen Cervicaldrüsen, eine starke Einzeldrüse in der bekannten Venengabel, durch mehrere von Submaxillaris II aus unter dem hinteren Biventerbauch hindurchlaufende starke Stämme.

Schliesslich ist von dieser Station aus noch eine weitere Etappe, eine dicht medial von der V. jugul. interna ein wenig oberhalb der Kreuzung mit dem M. omohyoideus gelegene starke Drüse, gefüllt.

Submentaldrüsen: wie rechts.

Aus den vorbeschriebenen makroskopischen Ergebnissen des Falles XIII sei nochmals als wichtig hervorgehoben:

1. das Hervorkommen von Gefässen aus dem Foramen infraorbitale an beiden Kopfhälften, jederseits vier Gefässe.

2. die Füllung von tiefen Parotisdrüsen auf der rechten Seite durch eine der sub 1 erwähnten Lymphbahnen,

3. das Fehlen einer Füllung bei Lgl. submax. I auf beiden Seiten,

4. die reichliche Füllung auch der tiefen (Cervical-) Drüsengruppen.

Auf der rechten Seite sind trotz Fehlens einer Injektion der Submaxillar-Drüse I gefüllt:

2	Submaxillar-Drüsen
3	tiefe Parotis-Drüsen
1	oberflächliche Cervical-Drüse
13	tiefe „ „
= 19	Drüsen.

Von beiden Seiten wurde nunmehr ein Kieferstück, umfassend laterale Nasenwand, Alveolarfortsatz und Boden der Orbita excidiert. Beide Stücke wurden entkalkt, das der linken Seite in Xylol nach Möglichkeit aufgehellt, das der rechten in Celloidin gebracht und in eine Schnittserie zerlegt.

Die Aufhellung in Xylol gelang bei der Dicke des Präparates leider nicht so weit, dass der Zweck, die weitere Verfolgung der aus dem Infraorbitalkanal hervortretenden Gefässe bis zu ihrem Ursprung, völlig erreicht wurde.

Man sieht unter der Stativlupe bei stark durchfallendem Licht von der Orbitalseite aus, wenn man das auspräparierte Gefäss-Nervenbündel des nach der Augenhöhle zu offenen Infraorbitalkanals in die Höhe hebt, ein dichtes Gefässnetz in der Alveolenwand des ersten Milchmolaren, das sich nach den Seiten zu fortsetzt, durch den Boden der Orbita hindurchschimmern, aus dem dann nahe der facialen Kieferwand Lymphgefässe nach dem For. infraorbitale zu verlaufen. Bei Betrachtung von der Facialseite her kann man einige Stämmchen ein kurzes Stückchen weit in das Foramen infraorbitale hinein verfolgen. Unter Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse des Kiefers in den letzten Fetalmonaten lässt sich aus diesen Befunden schliessen, dass die aus dem For. infraorb. hervortretenden Gefässe ziemlich bestimmt in den Zahnalveolen ihren Ursprung nehmen. Ob sie nun im Zahnsäckchen und der dieses umhüllenden Bindegewebsschicht oder aus der Zahnpapille

selbst, der embryonalen Pulpa, entspringen, wird festzustellen sein. Die in dieser Hinsicht wichtige Aufschlüsse gebende Schnittserie des Kieferabschnitts der rechten Seite wird in dem zweiten, mikroskopischen Teil dieser Arbeit des Zusammenhangs wegen besprochen werden (vgl. S. 893 ff.).

Dass die bei den beiden soeben beschriebenen Präparaten erzielten besonderen Resultate sich auch beim ausgetragenen Neugeborenen entsprechend ergeben, zeigt uns das nun zur Beschreibung gelangende Präparat.

Fall XIV.

Prot. Nr. 11. 7. März 1906. Ausgetragenes weibliches Neugeborenes, ca. 24 Stunden alt.

Bei dem relativ sehr frischen Präparat wurde eine Blutgefässinjektion mit Carminleim von der Carotis communis aus vorgenommen, allerdings, was die beabsichtigte Füllung der feinen Verzweigungen und Kapillaren im Zahnfleisch anlangt, mit unzureichendem Erfolg. Ein längeres Durchhalten der Injektion, auf dessen Notwendigkeit gerade zur Füllung des Zahnfleisches v. Metnitz (39, S. 59) laut meiner nachträglichen Feststellung hinweist, würde bessere Resultate in dieser Hinsicht gezeitigt haben.

Ausser der Blutgefäss-Injektion fand die gewöhnliche Lymphgefäss-Injektion des gesamten Zahnfleisches statt.

Die Präparation zeigte ein durchaus günstiges Resultat, wieder ein Beweis für die ausserordentliche Eignung möglichst frischer Objekte zu Lymphgefäss-Injektionen.

Rechte Gesichtsseite.

Obwohl bei der Injektion absichtlich nicht in die Alveolen hinein, sondern nur in die Tiefe bis dicht an sie heran, soweit sich dies abmessen liess, eingestochen wurde, gelang es doch, wiederum zwei starke Gefässe in ihrem Lauf auf dem Oberkiefer-Periost rückwärts bis zu ihrer Austrittsstelle im bezw. neben dem Foramen infraorbitale zu verfolgen. Die Gefässe ziehen mit der V. fac. anterior, teilweise von ihr gedeckt, abwärts zur Submaxillardrüsengruppe II und zwar zum lateralen der beiden sich in dieser Gruppe vereinigenden Lymphknoten. Im übrigen sind auch die typischen Lymphbahnen vom Zahnfleisch aus, sowohl Aussen- wie Innen-Wege, gut gefüllt.

Oberkiefer. Aussen-Abflüsse:

1. Kranzgeflecht an der Umschlagfalte entlang.
2. Abführende Gefässe:
   a) Zwei Stämmchen aus der Frontzahngegend zu Submaxillardrüse II und III.
   b) Ein Stämmchen etwa aus der Praemolargegend zu Submaxillaris III.

c) Ein Stämmchen aus der lateralen Endregion des Alveolarfortsatzes, teilweise zunächst vom M. masseter gedeckt, später wie die andern Gefässe der Vena fac. ant. sich anschliessend, zur medialen Drüse der Submaxillaris II.

Unterkiefer. Aussen-Abflüsse:

Aus den verschiedenen Zahnfleischregionen gehen von der Umschlagfalte aus vier bis fünf Stämmchen zu den submaxillaren Drüsen und zwar zwei zu Submaxillaris I, die übrigen zu Submaxillaris II.

Drüsen im Trigonum submaxillare dextrum.

Die Submaxillardrüsen sind nicht nur der Grösse der einzelnen Drüsenknoten, sondern auch der Zahl nach besonders stark entwickelt.

Jede der drei Gruppen besteht aus zwei stärkeren Drüsen, mithin sind also sechs vollwertige Submaxillardrüsen vorhanden; die Lage der Drüsengruppen entspricht dem Typus. Die grössten Drüsen enthält, ihrer Bedeutung entsprechend, Gruppe II, es folgt dann Gruppe III und schliesslich Gruppe I.

Submentaldrüsen wurden nicht injiziert gefunden.

Unterkiefer. Innen-Abflüsse.

Als wichtigstes Moment sei hier zunächst hervorgehoben, dass in diesem Fall entgegen den sonstigen Befunden die Submaxillardrüsen, wenigstens überwiegend, als Empfänger der Innen-Abflüsse vom Unterkiefer-Zahnfleisch in die Erscheinung treten.

a) Aus der Frontzahngegend zieht, wie es auch sonst die Regel ist, ein Gefäss an der lingualen Kieferfläche durch den M. mylohyoideus hindurch zur Gruppe I.

b) Aus der Mittelpartie der Kieferhälfte ziehen zwei weitere Stämmchen ebenfalls zur Gruppe I, laterale Drüse.

c) Aus der seitlichen Endregion des Unterkiefers, also etwa der Molargegend, sieht man vom inneren Rande des Zahnfleisches drei Stämmchen entspringen. Zwei von ihnen ziehen zunächst ein Stückchen auf der oralen Fläche des M. mylohyoideus bis zu dessen dorsalem Rand, laufen dann an der inneren Seite des M. pterygoid. internus abwärts, um die Unterkieferbasis herum zur Submaxillardrüse III. Das dritte Gefäss folgt dem Laufe der beiden vorbeschriebenen bis auf die mediale Seite des M. pterygoid. int. In dem diesem Muskel aufliegenden Teil sind in das Gefäss zwei Schaltdrüsen von Hirsekorngrösse eingeschaltet. Das Gefäss zieht dann auf dem aus früheren Befunden bekannten Wege zwischen den Halsmuskeln zur Hauptstation der tiefen Cervicaldrüsen, einer Gruppe von drei Drüsen, von denen eine sich entsprechend den Verhältnissen der Submaxillardrüsen durch besondere Grösse auszeichnet. Sie liegt an den grossen Halsgefässen, zum Teil bedeckt vom hinteren Biventerbauch.

Von dieser Gruppe aus führt ein dicker Stamm halsabwärts zu einer ca. 2 cm tiefer der V. jugul. int. lateral anliegenden stärkeren Drüse.

Oberkiefer, Innen-Abflüsse.

(Hierzu Fig. 2, Taf. XXVIII.)

Das vorliegende Präparat zeigte die beste Injektion der Innen-Abflüsse vom Oberkiefer: ich werde daher diese Abflüsse, besonders soweit sie bisher noch nicht beschrieben wurden, ausführlich behandeln.

Nachdem makroskopisch durch Präparation der Verlauf der abführenden Gefässe bis zu ihrer Einmündung in die zugehörigen Drüsen festgestellt, gezeichnet und protokolliert war, wurde der gesamte harte Gaumen durch horizontal geführten Meisselschlag oberhalb des Alveolarfortsatzes vom Kiefer abgesprengt und der weiche Gaumen dicht über der Uvula abgetrennt.

Alsdann wurde versucht, die Schleimhaut des Gaumendaches und des Alveolarfortsatzes gänzlich abzupräparieren, doch gelang dies nur beim Alveolarfortsatz der rechten Seite, in der Wölbung des Gaumendaches sowie zum Teil am weichen Gaumen. Die forcierte Abschälung der Schleimhaut an den andern Stellen würde bei der ausserordentlich festen Anheftung derselben an den darunter liegenden Knochen eine Zerreissung der in der Submucosa liegenden Lymphgefässnetze zur Folge gehabt haben, weshalb ich von einer völligen Ablösung der Schleimhaut Abstand nehmen musste. Das Gaumenpräparat wurde darauf entwässert und in Xylol aufgehellt. Der Erfolg war, wie die Abbildung Fig. 2, Taf. XXVIII zeigt, ein günstiger. Nur an den nicht von dem dicken Epithel der Schleimhaut befreiten Stellen blieben die in der Tiefe gelegenen Lymphgefässe unsichtbar. Das Präparat wurde mit der Lupe bei auffallendem Licht gezeichnet; zur schärferen Durchleuchtung des Objektes zwecks genauerer Feststellung von Einzelheiten benutzte ich wiederum mit Vorteil das durchfallende Licht der Leitzschen Stativlupe. (Vergr. 3 : 1.)

1. Die Schleimhaut des Alveolar-Fortsatzes ist von einem ausserordentlich feinen Maschenwerk von Lymphgefässen netzartig über- und durchzogen; schon Sappey (56) weist auf die ausserordentliche Zartheit und Dichte dieses Netzes hin. Die Reste des, auch in der abpräparierten Tunica propria der Gaumenschleimhaut vorhandenen, oberflächlicheren und engmaschigen Netzes sind an den Schleimhautwülsten (Plicae palatinae transversae) gleichzeitig mit dem darunter in

der Submucosa liegenden weitmaschigeren Netz der stärkeren Gefässe noch sichtbar.

2. Aus dem Lymphgefäss-Netz des Zahnfleisches führen zweierlei Abflusswege die Lymphe nach dem Gaumen zu ab.

a) In der Medianlinie laufen dicht neben der das Oberlippenbändchen bildenden scharf markierten Einziehung einzelne stärkere Gefässchen etwas seitlich divergierend in zwei in den beiden Hälften des Gaumendaches gelegene Netze aus. Der Ursprung dieser Gefässe lässt sich am Frenulum entlang bis auf die äussere Seite des Alveolarfortsatzes verfolgen, wodurch eine Verbindung zwischen den Abflusswegen der Aussen- und Innenseite, wie Sappey sie schon abbildet, hergestellt wird.

Bemerkenswert ist das Verhalten dieser verbindenden Gefässe bei ihrem Vorbeiziehen an der palatinalen Mündung des Canalis incisivus. Während sie um die Kanalöffnung beiderseits herumbiegen, senden sie einige deutlich zu verfolgende Ästchen in den Trichter des Kanales hinein. Analog den Blutbahnen dürfte hier vielleicht eine Verbindung auch zwischen den Lymphgefässnetzen der Mund- und Nasenschleimhaut vorliegen.

Die Lymphgefässnetze in der Gaumenwölbung erhalten nun von den feinen Netzen der Alveolarfortsätze auch aus deren mehr lateralen Partieen netzartig verknüpfte zuführende Gefässe.

Bei der Betrachtung der Gaumennetze fällt die wohl durch die Entwicklung des Gaumendaches begründete Rolle der medianen Raphe als einer ziemlich ausgeprägten Scheidewand zwischen den beiden Netzen, speziell in dem mehr nach der Rachenenge zu gelegenen Teile des harten Gaumens, auf. Nur ganz feinen Anastomosen gelingt es, diesen Grenzwall zu überschreiten. Das Netz der linken Kieferseite, also der rechten Seite der Abbildung, zeigt in feinen an der Raphe entlang laufenden Grenzstämmchen besonders deutlich diese Eigenschaft der

Raphe, eine Verbindung der beiden Gaumennetze durch stärkere Gefässe zu verhindern.

Aus den Gaumennetzen bilden sich sehr dicke, abführende Stämme, welche von Sappey (56, S. 70) und neuerdings von Most (40, S. 130) als typisch nachgewiesen worden sind, und zwar von der linken Seite (in der Abbildung rechts) etwa zwei, von der rechten Seite ein Stamm.

Beachtung verdient nunmehr die Tatsache, dass die Stämme der linken Gaumenseite, deren stärkere Gefässe bisher ein Überschreiten der Raphe durchaus vermieden hatten, an der Übergangsstelle vom harten zum weichen Gaumen plötzlich auf die rechte Seite sich wenden und mit den abführenden Gefässen dieser Seite über den weichen Gaumen und die Pharynxwand zu den regionären Drüsen, den tiefen Cervicaldrüsen, verlaufen. Ein derartiger Seitenwechsel, „Entrecroisement“, wie Sappey (56) es nennt, scheint nach den Angaben des letzteren und Mosts (40) keineswegs selten, ja sogar häufiger beiderseitig vorzukommen, in welch letzterem Falle man dann von einer wirklichen „Kreuzung“ sprechen kann, die Sappey nur an dieser Stelle des Körpers beobachtet zu haben angibt (S. 70). Sappey veröffentlicht in seinem Atlas (Planche XXIII, Fig. 3) auch eine Abbildung dieser Kreuzung der Gaumengefässe. Die in der Fig. 2 abgebildete partielle Kreuzung scheint nach Sappey seltener als die doppelte, eigentliche Kreuzung vorzukommen. Mein Präparat bot mir noch einen weiteren, tiefer liegenden interessanten Seitenwechsel. Auf der linken Bildseite der Fig. 2 sehen wir hauptsächlich aus den Gefässnetzen dieser Seite einen Abflussstamm sich bilden, der auf dem weichen Gaumen mehr in dorsaler Richtung, im Bilde senkrecht nach unten verläuft. Sein allmähliches Verschwinden in den tieferen Schichten der Submucosa ist durch schwächere Färbung zum Ansdruck gebracht. Dieses hauptsächlich von der rechten Kieferhälfte stammende Gefäss zieht

nicht zu den Drüsen der rechten Seite, sondern wendet sich, nachdem es etwa zwischen den Gaumenbögen abwärts bis in Höhe der unteren Tonsillenspitze gelangt ist, über die hintere Pharynxwand auf die Gegenseite, um dort in die Anfangsstation der tiefen Cervicaldrüsen (Jugularis-Kette) dieser Seite, drei Lymphknoten an der typischen Stelle gelegen, einzumünden.

b) Der zweite und anscheinend noch reichlicher mit abführenden Gefässen ausgestattete, schon in früheren Fällen häufig injizierte Abflussweg der Zahnfleischlymphe über den Gaumen hinweg nimmt seinen Ursprung aus dem feinen Zahnfleischnetz hauptsächlich am lateralen Ende der Alveolarfortsätze. Man sieht dort ein starkes Bündel von Gefässen konvergierend nach den Gaumenbögen zu verlaufen. Die Gefässe entstammen, wie die Abbildung zeigt, nicht nur der palatinalen Seite des Alveolarfortsatzes, sondern kommen zum Teil auch von der buccalen Seite her. Bei durchfallendem Licht zählte ich mit der Lupe in dem Bündel ca. 15—20 Gefässchen, die dann nach dorsal-abwärts sich zu 2—3 stärkeren, die charakteristische „Perlenschnur"-Form besonders deutlich zeigenden Stämmen vereinen. Der weitere Verlauf dieser Stämme geschieht, abgesehen von der oben beschriebenen Abweichung nach der Gegenseite, auf beiden Halsseiten abwärts in bekannter Weise zu den nach Lage und Zahl bereits erwähnten tiefen Cervicaldrüsen.

Nur ein Zweig macht eine Ausnahme, indem er weit nach dorsalwärts an der lateralen Pharynxwand abschweift und zu einer kleineren, durch Abpräparation des Pharynx sichtbar gemachten Drüse zieht, die etwa am Übergang der seitlichen in die hintere Pharynxwand in Höhe des Anfangsknotens der Jugularis-Kette der tiefsten Halsmuskulatur aufliegt. Ich betrachte diese Drüse als ein versprengtes Glied der lateralen Gruppe der tiefen Cervicaldrüsen, nach Most (40, S. 41), während wir bisher stets nur die mediale Gruppe, die der V. jugularis lateral und medial angelagerte Kette injiziert fanden.

Von dieser versprengten Drüse aus kehrt ein sich in zwei Stränge spaltendes Gefäss zur Jugularis-Kette zurück und mündet dort in die schon

beschriebene und von der Anfangs-Station der tiefen Cervicaldrüsen injizierte. der Vene tiefer am Halse anliegende Drüse.

Die Beschreibung des hauptsächlich durch Präparation makroskopisch gewonnenen Teiles meiner Befunde, soweit sie den Menschen betreffen, möchte ich nunmehr abschliessen durch eine

Zusammenfassung der bisherigen Untersuchungsergebnisse über die Lymphabflussbahnen des menschlichen Zahnfleisches.

1. Das gesamte Zahnfleisch der beiden Kiefer ist von einem äusserst zarten und engmaschigen, für das Auge nur mit Lupenvergrösserung deutlich erkennbaren Lymphgefässnetz durchzogen, aus welchem die Lymphe hauptsächlich nach aussen, also nach der Wange zu, aber auch nach innen, nach dem Gaumen zu bezw. an der lingualen Fläche des Unterkieferkörpers herab und entlang fast ausschliesslich zu den submaxillaren und tiefen Cervical-Lymphdrüsen hin abfliesst.
2. Aussen-Abflüsse nebst regionären Drüsen.
   a) Oberkiefer. Im Oberkiefer sammelt sich der nach der Wange zu fliessende Lymphstrom in eine Anzahl von dicht über und dicht unter der Umschlagfalte des Zahnfleisches in die Wangenschleimhaut (= der Anheftungslinie der letzteren an das Periost der Maxilla) verlaufenden Gefässen, welche meist kranzförmig bis zum lateralen Ende des Alveolarfortsatzes, hin und wieder aber auch nur bis zur Kreuzung der Falte mit der Vena facialis anterior ziehen und deren Verbindung durch vielfache Anastomosen dem ganzen einen geflechtartigen Charakter verleiht.

   Es sind meist drei bis vier, selten mehr, oft weniger solcher Kranzgefässe injiziert.

   Sappey (56) beschreibt nur ein solches Gefäss, Most (40) injizierte deren eins, zwei, höchstens drei.

   Nahe der Medianlinie findet sich vereinzelt durch die Injektion des Zahnfleisches auch ein Netz in der Submucosa der Lippenschleimhaut injiziert.

   In der Medianlinie besteht keine Trennung der beiderseitigen Geflechte, sie stehen vielmehr in

direkter Kommunikation, wie in vielen Fällen bei gut gelungener Injektion deutlich sichtbar war. Die Kommunikationsgefässe, in geringer Anzahl, verlaufen oberhalb der Anheftung des Lippenbändchens. Das letztere selbst scheint allerdings einer Kommunikation in gewissem Grade ein Hindernis zu bieten.

Von dem „Kranz“geflecht an der Umschlagfalte ziehen abführende Stämmchen aus allen Regionen des Alveolarfortsatzes in der Tiefe der Wange, also in der facialwärts gelegenen Submucosa der Wangenschleimhaut bezw. in der Buccinatorfascie und schliesslich den oberflächlichsten Periostlagen des Unterkiefers mehr oder weniger schräg nach lateral-abwärts zur submaxillaren Drüsenanhäufung. Es ist mir gelungen, bis zu acht oder neun solcher abführenden Stämmchen, die vielfach in ihrem Verlauf auf der Wange anastomosieren, zu injizieren. Die Gefässe erschienen beim Erwachsenen nicht stärker als beim Neugeborenen (vide Fig. 1, Taf. XXVIII).

In der Hauptsache schliessen sich die Gefässe dem Lauf der Vena facialis anterior an, zu welchem Zweck die lateral von der Vene aus der lateralen Endregion des Zahnfleisches entspringenden bezw. abführenden Gefässe sich zunächst häufig eine kurze Strecke nach medial-abwärts begeben, um so das Strombett der Vene zu erreichen. Die Gefässe verlaufen teilweise die Vene direkt umschlingend, auf oder unter ihr, aber auch am medialen oder lateralen Rande ihres Strombettes. Wenige Gefässe aus der Medianpartie des Zahnfleisches begeben sich schon früher, noch medial vom Venenbett, nach abwärts. Sie ziehen mit der Art. lab. sup. bezw. der Art. maxill. ext. dicht am Mundwinkel vorbei zum Submaxillargebiet. Ferner führen aus der Gegend des lateralen Endes des Alveolarfortsatzes, also der Molarpartie, ziemlich konstant ein oder mehrere Gefässe, aus der von der Wangenschleimhaut und dem bedeckenden M. masseter gebildeten Tasche herauskommend, zum Submaxillardreieck. Sie laufen, häufig auch ein längeres

Stück unter dem Masseter verborgen, abgesehen vom Unterlauf lateral vom Venenbett. Vereinzelt konnte der Ursprung dieser Gefässe bis auf die palatinale Seite des Alveolarfortsatzes um das laterale Ende desselben herum verfolgt werden, ebenso wie umgekehrt auch vom entsprechenden buccalen Zahnfleischrande Gefässe um das Ende des Alveolarfortsatzes herum nach dem weichen Gaumen zu verlaufen, um dort mit den palatinalen „inneren" Abflüssen, von denen noch die Rede sein wird, sich zu vereinigen (vergl. Fig. 2, Taf. XXVIII).

b) Unterkiefer. Aussen-Abflüsse.

Sehr ähnlich liegen die Verhältnisse bei dem Abflusssystem der Lymphe des Unterkieferzahnfleisches über die labial-buccale Fläche des Kiefers hinweg.

Auch hier bildet ein zunächst an bezw. dicht unterhalb der unteren äusseren Umschlagfalte des Zahnfleisches in die Wangenschleimhaut (= der Anheftungslinie der letzteren an das Periost des Unterkiefers) entlang von der Medianlinie aus bis zum lateralen Ende des Alveolarfortsatzes laufendes fadenförmiges Geflecht, bestehend aus wenigen geschlängelten Gefässen mit vielfachen Anastomosen, das Sammelbecken der aus dem Zahnfleischnetz abgeführten Lymphe. Die Zahl der zu diesem Geflecht sich vereinigenden Kranzgefässe scheint in der Regel etwas geringer zu sein, als im Oberkiefer; es sind meist zwei bis drei, selten vier nebeneinander liegende Gefässstränge, letztere Zahl auch nur stellenweise, injiziert.

Auch im Unterkiefer liess sich in mehreren Präparaten eine Kommunikation der beiderseitigen Geflechte in der Medianlinie unterhalb der Anheftung des Unterlippenbändchens in derselben Weise, wie im Oberkiefer, unzweifelhaft feststellen.

Aus dem Geflecht an der Umschlagfalte zweigt in den oberflächlichen Periostlagen der äusseren Kieferfläche eine Anzahl abführender Stämmchen zur Submaxillar-Drüsenstation ab.

Die Verlaufsrichtung der abführenden Gefässe ist dadurch festgelegt, dass sie, wenige Fälle ausgenommen, sämtlich einem Punkt zustreben, nämlich der an der Art. max. ext. dicht unter dem Kieferrand konstant belegenen Submaxillardrüse II. Infolgedessen laufen die nahe der Medianlinie abzweigenden Stämmchen schräg lateral-abwärts; je weiter lateralwärts die Abzweigungsstelle liegt, desto mehr nähert sich die Richtung des Laufes einer senkrechten, bis die vom Ende, aus der Molargegend entspringenden Gefässe einen medial-abwärts gerichteten Verlauf nehmen.

Die festgestellte Gesamtzahl der auf diese Weise zum Submaxillardreieck führenden Unterkiefer-Aussenabflüsse beträgt bei gut gelungener Injektion etwa 6—7. Da, wo die Gefässbahnen des Oberkiefers die des Unterkiefers kreuzen bezw. erreichen, liegen die Unterkiefergefässe unter den Oberkiefergefässen.

c) Regionäre Drüsen.

Sämtliche vorbeschriebenen Aussenabflüsse oder facialen Lymphbahnen des Zahnfleisches beider Kiefer münden ein in die im Submaxillardreieck, d. h. dem Raume, welcher auf jeder Halsseite begrenzt wird von dem unteren Rand des Unterkiefers und den beiden Bäuchen des M. biventer, belegenen submaxillaren Lymphdrüsen.

Nachdem, wie schon in der Literaturübersicht (S. 814) erwähnt, durch die Untersuchungen von Partsch (44—46), Ollendorff (42), Most (40) und insbesondere Stahr (59) das konstante Vorkommen dieser Drüsen in der Dreizahl, seien es nun drei Einzeldrüsen, oder drei deutlich von einander geschiedene Gruppen, sowie in einer konstanten Lage festgelegt worden ist, habe ich nur nötig, kurz meine Befunde als Ergänzung und Bestätigung der vorerwähnten Feststellungen anzuführen.

Auch ich fand ziemlich konstant drei Drüsen bezw. deutlich unterschiedene Gruppen (Ausnahmen vergl. Fälle I rechte Seite und VI rechte Seite). Die nächst der Medianlinie gelegene Drüse I lag stets im vorderen Winkel des Submaxillardreiecks,

auf bezw. an der Vena submentalis, meist unweit des lateralen Randes des vorderen Biventer-Bauches etwas unterhalb des Unterkieferrandes dem M. mylohyoideus auf seiner aboralen Fläche auf. Ihre Grösse und Gestalt schwankte beim Neugeborenen, wenn es eine Einzeldrüse war, von der einer sehr kleinen Erbse bis zu der einer kleinen Bohne. Beim Erwachsenen fand ich die Drüse reichlich erbsengross.

Meistens handelte es sich um einen einzelnen Knoten, in etwa $^1/_6$ der Fälle waren es zwei Knoten, gewöhnlich von verschiedener Grösse, selten gleich gross: als Varietät fand ich in einem Falle eine Gruppe von fünf kleinen Drüschen vor. Andererseits war die Drüse I in zwei Fällen (Fall X links und XI links) nicht aufzufinden.

Ich lasse es dahingestellt sein, ob in dem einen oder andern dieser Fälle die nicht mit Farbstoff gefüllte — was, wie ich zeigen werde, häufiger vorkam, — und relativ kleine Drüse übersehen und bei Entfernung des Fettes mit exstirpiert worden ist.

Die Submaxillardrüse II ist, wie bekannt und wie auch meine Untersuchungen es ergeben haben, die grösste und wichtigste Drüse des Submaxillargebietes. Sie liegt an der Innenfläche des Unterkiefers nahe dem unteren Rande, dicht an der Stelle, an welcher die Art. max. ext. um diesen Rand herumbiegt. Meist liegt sie hier der Arterie medial an bezw. mit ihrer lateralen Häfte auf. Sie erreicht sehr häufig auch beim Neugeborenen die Grösse einer mittleren Bohne, beim Erwachsenen fand ich sie noch grösser. In $^1/_6$ der Fälle fand ich ausser einer Hauptdrüse noch eine kleinere Nebendrüse, in zwei Fällen wurde die Gruppe aus drei Drüsen gebildet.

Diese Drüsengruppe fehlte niemals und war stets injiziert.

Die Submaxillardrüse III liegt lateralwärts und wiederum etwas tiefer am Halse als die Drüse II, unterhalb des Unterkieferrandes zwischen diesem und dem oberen Rand der Unterkiefer-Speicheldrüse. Sie ist in der Regel der Vena facialis anterior lateral angelagert, und zwar meist gegenüber der Einmündungsstelle der von medial her kommenden Vena submentalis in die Gesichtsvene. Nicht selten aber war diese Drüsengruppe etwas tiefer gerückt in den durch den Zusammenfluss der Vv. faciales ant. und post. gebildeten Winkel, wenn nämlich dieser Zu-

sammenfluss höher am Halse, als normal, stattfand. Aber auch bei normaler, also tieferer Lage dieses Zusammenflusses fand sich hin und wieder eine kleine Drüse als versprengtes Glied der III. Submaxillardrüsengruppe in den Venenwinkel verlegt.

Was die *Grösse* der Drüse III, wenn es eine *Einzeldrüse* war, anlangt, so war sie meist etwas kleiner, selten von gleicher Grösse wie Drüse II. In $1/5$ der Fälle fand sich eine Gruppe von zwei Lymphknoten, in $1/6$ der Fälle bestand dieselbe aus drei Drüsen, von denen mitunter eine, wie erwähnt, etwas versprengt war (vergl. Fig. 1, Taf. XXVIII).

Auch hier fand sich eine *Varietät*, in einem Falle eine *Gruppe von vier Drüsen*, deren Lage bei der Beschreibung des bezüglichen Falles (XI rechte Seite) näher erläutert ist.

Verbindungen zwischen den einzelnen Drüsen finden sich in der Regel vor und zwar durch meist *in grösserer Anzahl* vorhandene, *sehr starke* Gefässe, welche somit eine Füllung von Drüsen mit Farbstoff auch in den Fällen, in welchen dieselben keine direkten Zuflüsse aus dem Injektionsgebiet erhalten, bewirken. Diese *sekundäre* oder indirekte Füllung kam nur vor bei *Drüse* I, und zwar in drei Fällen, während die beiden andern Drüsen *stets durch selbständige Zuflüsse* injiziert waren.

Beziehungen der einzelnen Submaxillardrüsen zu den verschiedenen Zahnfleischregionen.

Was den Verlauf der aus den verschiedenen Injektionsbezirken des Zahnfleisches abführenden Gefässe zu den einzelnen Drüsen, mithin also die *regionäre Zugehörigkeit* der letzteren zu *bestimmt abgegrenzten Teilen des Zahnfleisches* betrifft, — Einteilung desselben siehe S. 823 — so muss im Voraus bemerkt werden, dass eine Sonderung der abführenden Gefässe nach dem möglichst genau bestimmten Ort ihrer Abzweigung von dem Geflecht an der Umschlagfalte, übertragen auf die darunter gelegenen entsprechenden Zahnfleischregionen, *nur mit Vorbehalt* angängig ist. Denn nach meinen Befunden, speziell den Ergebnissen der Injektion mit verschiedenen Farben (Fall II und III), stehen die einzelnen Zahnfleischgebiete vermittelst des kranzartigen Gefässgeflechtes an den Umschlagfalten in Verbindung. (Die Injektion z. B. der Molargegend mit

grüner Farbe hatte auch eine teilweise Grünfärbung der aus der Incisivusgegend abzweigenden Stämmchen zur Folge.) Immerhin herrschte aber in den aus einem bestimmten Injektionsgebiet abführenden Gefässen die für die Injektion dieses Gebietes benutzte Farbe vor. Es darf hieraus füglich geschlossen werden, dass der Lymphstrom eines bestimmten Zahnfleischgebietes, wenn ihm vermittelst des Geflechtes an der Umschlagfalte auch die Abflussbahnen aus den benachbarten Zahnfleischgebieten zur Verfügung stehen, doch normalerweise sich in erster Linie der nächstgelegenen Gefässe bedienen wird. In diesem Sinne also darf man wohl die abführenden Gefässe dem dem Ort ihrer Abzweigung entsprechenden Zahnfleischgebiet zuordnen.

Bei der Betrachtung des Verlaufs der Gefässe zu den einzelnen Drüsen muss nun zunächst der überwiegenden Bedeutung der Drüse II als Empfängerin der Lymphe nicht nur aus allen Teilen des Unterkieferzahnfleisches, sondern auch aus allen Teilen des Oberkieferzahnfleisches gedacht werden.

In letzterem Punkte kann ich nach meinen Befunden Most (40, S. 99) nicht beistimmen, der der Drüse III inbezug auf die Zahl der Oberkieferzuflüsse den ersten Platz anweist.

Ich habe aus meinen Befunden folgende Aufstellung über die Beziehungen der Drüsen zu den einzelnen Zahnfleischregionen gemacht.

Es ziehen, soweit die Aussenabflüsse in Frage kommen, von allen Gefässen:

Aus der Gegend der	des Oberkiefers zu Drüse			des Unterkiefers zu Drüse		
	I	II	III	I	II	III
Frontzähne .	nur ausnahmsweise ein Gefäss	etwa $^5/_6$	fast $^1/_6$	etwa $^1/_3$	etwa $^2/_3$	vereinzelt ein Gefäss
Praemolaren	kein Gefäss	etwa $^2/_3$	etwa $^1/_3$	selten ein Gefäss	fast sämtliche	kein Gefäss
Molaren . .	kein Gefäss	fast $^1/_2$	etwas mehr als $^1/_2$	vereinzelt ein Gefäss	fast sämtliche	vereinzelt ein Gefäss

Wenn diese Aufstellung in Anbetracht der Kieferverhältnisse des Neugeborenen auch nur annähernd zutreffen kann, so dürfte doch Folgendes daraus hervorgehen:

Der bei weitem grösste Teil sämtlicher Lymphgefässe des Oberkieferzahnfleisches begibt sich zu Submaxillardrüse II.

Drüse I kommt für den Oberkiefer fast gar nicht in Betracht.

Drüse III hat eine gegenüber der Drüse II erhöhte Bedeutung für die Molargegend des Oberkiefers, wenn auch nicht viel weniger als die Hälfte der Gefässe auch aus dieser Gegend zu Drüse II verläuft. Ferner zieht auch ein bemerkenswerter Prozentsatz aus den andern Zahnfleischregionen zu Drüse III hin.

Noch mehr als für den Oberkiefer springt die Bedeutung der Drüse II für den Unterkiefer ins Auge. Zu ihr ziehen fast alle Gefässe aus der Praemolar- und Molargegend, $^2/_3$ der Gefässe aus der Incisivus-Gegend.

Nur für die letztere Gegend gewinnt die dieser nächstgelegene Drüse I eine gewisse Bedeutung, während die Drüse III überhaupt nur in Ausnahmefällen Zuflüsse vom Unterkieferzahnfleisch erhält.

Auffallend ist, dass Gefässe aus der Molargegend des Unterkiefers nicht zu der nächstgelegenen Drüse III, sondern zu Drüse II ziehen Sehr wahrscheinlich verschieben sich bei weiterer Ausbildung des Kiefers speziell der Alveolen für die zweiten und dritten Mahlzähne, die beim Neugeborenen ermittelten Zuflussverhältnisse zu Gunsten einer etwas erhöhten Bedeutung der Drüse III. —

Interessant dürfte es sein, an dieser Stelle einen vergleichenden Blick von den vorerwähnten, auf rein anatomischem Wege gewonnenen Ergebnissen auf die hauptsächlich von Partsch (45, 46) ermittelten und von ihm und Ollendorff (42) veröffentlichten klinischen Resultate hinsichtlich der Zugehörigkeit der einzelnen Drüsen zu den Regionen bestimmter Zahngruppen zu werfen.

Erlaubt wird ein solcher Vergleich aus dem Grunde sein, weil nach Partsch Lymphdrüsenschwellungen nur bei Erkrankungen des Periodontium, abgesehen natürlich von andern ausserhalb des Alveolarfortsatzes lokalisierten Affektionen, aufzutreten pflegen und weil die Lymphbahnen des Periodontium, wie Dorendorf (16) beobachtet hat und wie auch ich es in mikroskopischen Schnitten festgestellt habe, mit denen des umgebenden Zahnfleisches in engster Verbindung stehen. Wir

dürften also berechtigt sein, die durch Injektion einer bestimmt begrenzten Zahnfleischpartie gewonnenen anatomischen Ergebnisse mit dem klinischen Bilde entsprechend lokalisierter, den Lymphapparat in erhöhte Tätigkeit setzender Erkrankungen, von denen die Periodontitis die bei weitem häufigste ist, in Parallele zu stellen.

Indem ich zunächst von den klinischen Befunden hinsichtlich der Submental- und tiefen Cervicaldrüsen, die ich bei der Abhandlung dieser beiden Drüsengruppen heranziehen werde, absehe, ergiebt der Vergleich hinsichtlich der anatomisch und klinisch in erster Linie in Betracht kommenden Submaxillardrüsen folgendes:

„Die drei Submaxillardrüsen haben kein scharf abgegrenztes Quellgebiet“ so lautet der klinische Befund von Partsch (45, S. 7). Der Grund hierfür geht aus meinen anatomischen Untersuchungen (zusammenhängendes Geflecht an der Umschlagfalte) hervor.

„Die Drüse II ist in $^4/_5$ aller Fälle geschwollen“ (Ollendorff [42, S. 8]), was ebenfalls mit meinen Befunden (vergl. Tabelle S. 868) sich ungefähr deckt. Ollendorff führt diese Häufigkeit der Schwellung einmal darauf zurück, dass die Drüse II die meisten direkten Lymphstämme vom Unterkiefer erhält, wie auch ich dies fand, sowie dass sie bei Schwellungen der Drüsen I und III sehr oft mitbeteiligt ist. Wenn diese letztere Erklärung bei den starken und mehrfachen Kommunikationen der einzelnen Drüsen untereinander auch entschieden zutrifft, so dürfte doch der Hauptgrund für die Häufigkeit der Schwellung der Drüse II wohl darin liegen, dass eben diese Drüse nicht nur vom Unterkiefer, sondern auch vom Oberkiefer, im Ganzen genommen, bei weitem die meisten Zuflüsse erhält. Meiner Ansicht nach wird die Schwellung der Drüse II in den meisten Fällen eine in erster Linie „primäre“ sein, d. h. vermittelt auf dem Wege der direkten Bahnen von allen Teilen des Zahnfleisches beider Kiefer her.

„Die Drüse I war nach Ollendorff (42, S. 8) relativ häufig bei Erkrankungen der Zähne 1—6 beider Kiefer geschwollen.“ Für den Unterkiefer stimmt dies mit den anatomischen Befunden überein, für den Oberkiefer jedoch nicht. Hier dürften aber die fast stets vorhandenen Kommunikationen

zwischen Drüse II und I zur Erklärung des klinischen Befundes herangezogen werden können.

„Bei der Schwellung der Drüse III handelte es sich in 62 von 87 Fällen um Erkrankung der oberen, in 25 um Erkrankung der unteren Molaren.“ (Ollendorff 42, S. 8). Diesem Resultat nähern sich meine anatomischen Befunde hinsichtlich der Oberkiefer-Zähne. Der abweichende Befund für den Unterkiefer, abgesehen von der immer möglichen sekundären Affektion der Drüse III von Drüse II aus, erklärt sich ebenso wie die Differenz der klinischen und anatomischen Verhältniszahlen für den Oberkiefer wohl zur Genüge allein schon aus dem verschiedenen Alter der anatomischen und klinischen Untersuchungs-Objekte und der damit zusammenhängenden Verschiedenheit der Kieferentwicklung, insbesondere der Ausbildung der Molarregion.

Alles in Allem glaube ich aber eine ausreichende Übereinstimmung der anatomischen Ergebnisse mit dem klinischen Bilde unter den in der Verschiedenheit der Verhältnisse begründeten Einschränkungen gefunden zu haben. —

Kehren wir nach dieser Abschweifung nunmehr zu den anatomischen Befunden zurück.

Der weitere Weg des Lymphstroms von den Submaxillardrüsen aus ist ein konstanter, er geht stets zu der an der Vena jugularis interna gelegenen Kette der Lgll. cervicales profundae mediales. Es ist mir in vielen Fällen gelungen, Teile dieser Kette, in einem Falle sogar bis zur dritten Station innerhalb derselben, zu injizieren. Die Verbindung von den Submaxillar- zu den tiefen Cervical-Drüsen ging etwa in gleicher Häufigkeit aus von Drüse II wie von Drüse III. Von Drüse I aus habe ich in keinem Falle zur tiefen Cervicaldrüsenkette führende Gefässe ermittelt. Bei den Verbindungen handelte es sich meist um zwei oder auch mehrere, meist recht starke Gefässe, welche von Drüse II aus zunächst unter oder an der Submaxillarspeicheldrüse entlang, von Drüse III an der Vena facialis anterior, und in beiden Fällen dann weiter an der Vena facialis communis bis zu ihrer Einmündung in die Vena jugularis interna verlaufen. An dieser Einmündungsstelle, meist in dem von den Venen gebildeten Winkel, fand ich mit grosser Konstanz die typische oberste Untergruppe

der Jugularis-Kette oder Hauptstation der tiefen Cervicaldrüsen. Sie wurde gebildet von einer, nicht selten aber auch zwei oder drei im Allgemeinen sehr starken Drüsen, welche in der Regel grösser als die grösste Submaxillardrüse waren.

In einigen Fällen waren auch die lateral von der Vena jugularis interna unter dem M. sternocleidomastoideus etwa in Höhe der eben genannten konstanten Gruppe belegenen zahlreichen Drüsen zum geringeren oder grösseren Teil injiziert. Ich verweise auf die Beschreibung des Falles XIII, in welchem sich von dieser lateralen Gruppe etwa 10 meist kleinere Lymphknoten injiziert fanden.

In der Kette der Drüsen an der V. jugularis interna drang die Injektion bis zu einer dicht oberhalb der Kreuzung des M. omohyoideus mit der genannten Vene belegenen Station, welche nach Most (40, S. 38) die untere Grenzstation der tiefen Cervicaldrüsen (im engeren Sinne) bildet; es folgen nach abwärts noch die Supraclaviculardrüsen, ich habe meine Untersuchungen jedoch nicht über die bezeichnete untere Grenzstation ausgedehnt.

Ein direktes Einmünden von Gefässen des äusseren, facialen Abflusssystems der Zahnfleischlymphe in die tiefen Cervicaldrüsen, unter Übergehung der Submaxillarstation, habe ich nicht beobachtet.

3. Die Bedeutung der tiefen Cervicaldrüsen für das Lymphgebiet des Zahnfleisches erschöpft sich aber nicht in ihrer Eigenschaft als zweite Etappe, d. h. Empfangsstation für den Lymphstrom aus den Submaxillardrüsen, sondern sie stehen in direkter Beziehung zum Zahnfleisch, als erste Etappe, gleichgeordnet also den Submaxillardrüsen, vermöge ihrer Beziehungen zu den „Innen"-Abflüssen, den aus dem Oberkiefer über Gaumen und Pharynxwand, aus dem Unterkiefer an dessen Lingualfläche entlang zwischen den Halsmuskeln herabziehenden, anscheinend zwar weniger zahlreichen, jedoch häufig starken und konstant vorkommenden Gefässen.

a) Die Art und Weise des Verlaufs der aus dem Oberkieferzahnfleisch über den Gaumen abführenden Bahnen ergibt sich aus der Betrachtung der Fig. 2 Taf. XXVIII und aus der eingehenden

ergänzenden Beschreibung auf S. 858 ff. Ich beschränke mich darauf, hieraus folgendes hervorzuheben:

α) Die Zweiteilung dieser Abflussbahnen in ihren Anfängen. Der Abfluss findet sowohl durch die Gefässnetze des harten Gaumens hindurch, als auch direkt vom lateralen Ende des Alveolarfortsatzes aus nach der Tiefe statt.

β) Den Übergang der Gefässe einer Kieferseite zu den Drüsenstationen der andern Seite, entweder in einer partiellen Kreuzung (Fig. 2) oder wie Sappey (56) es fand, in voller, d. h. beiderseitiger Kreuzung [1]).

Die Innengefässe des Oberkiefers gingen in allen Fällen, in denen mir eine Darstellung derselben gelang, ausnahmslos zu der Anfangs- und Hauptstation der tiefen Cervicaldrüsenkette am Zusammenfluss der Vv. fac. comm. und jugularis interna.

Was die Abflüsse auf der inneren, lingualen Fläche des Unterkiefers anlangt, so sollte man glauben, dass diese die nächstgelegenen Submaxillardrüsen für die Aufnahme ihres Lymphstroms in Anspruch nehmen würden, wie dies bisher auch (vergl. Most [40, S. 99]) angenommen wurde. Bei der Mehrzahl meiner Objekte trifft dies aber nur in beschränktem Maße, für einen Teil der Gefässe, nämlich die etwa aus der Frontzahngegend entspringenden, zu. Diese verlaufen schräg lateral-abwärts zunächst in der Submucosa der Kieferschleimhaut, dann über die Unterzungen-Speicheldrüse, durchbohren den M. mylohyoideus und ziehen auf dessen aboraler Fläche zur Submaxillardrüse I. Es handelte sich meist um ein oder zwei solcher Gefässe, die aber mit relativ grosser Regelmässigkeit injiziert waren und stets denselben Verlauf zeigten.

Ausser diesem Abfluss aber finden wir ein bis zwei Gefässe an der inneren Umschlagfalte (oder hier richtiger Übergangsfalte der Kieferschleimhaut in die Schleimhaut des Mundbodens) entlang verlaufend, analog den Verhältnissen an der

[1]) Derartige Übergänge bezw. Kreuzungen von Bahnen der beiden Körperseiten sind auch an anderen Stellen beobachtet worden, so von Henle (25) bei den Lymphgefässen der dorsalen Hals- und Rumpfhaut, von Bruhns (9) bei den Gefässen der äusseren weiblichen Scham, Dorendorf (16) bei den subkutanen Gefässen der Lippen, Bartels (1) bei der Schilddrüse.

Aussenseite. Der mediale Anfang dieser Bahnen war bis in die Caninus-Gegend zu verfolgen. Diese Bahnen werden durch Zuflüsse aus den mehr lateralen Teilen des Alveolarfortsatzes gespeist. Sie verlaufen dicht an der Übergangsfalte bis zum lateralen Ende derselben und ziehen dann in der Mehrzahl der Fälle abwärts auf der medialen Fläche des M. pterygoideus internus, zwischen M. stylohyoideus bezw. biventer und hyoglossus, häufig ein Stück die Art. lingualis begleitend, zu dem bekannten Anfangs- und Hauptknoten der tiefen Cervicaldrüsenkette an der V. jugularis.

Nur in einem Falle (Fall XIV) fand ich eine Ausnahme von diesem Verlauf. Hier zogen zwei Gefässe aus der Prämolargegend zur Submaxillardrüse I und von den drei aus der Molargegend abzweigenden Stämmchen zogen zwei um den unteren Rand des Kiefers am lateralen Ende des M. mylohyoideus herumbiegend zur Submaxillaris III, während nur eines den sonst beobachteten Weg zu den tiefen Cervicaldrüsen einschlug.

In die Aufnahme der von der Innenseite der Unterkieferschleimhaut herabgeführten Lymphe scheinen sich also in der Regel die Submaxillar- und tiefen Cervicaldrüsen in der Weise zu teilen, dass aus der Medianpartie die Lymphe zur Submaxillaris I abfliesst, die ja auch häufig einen Teil der Lymphbahnen aus demselben Quellgebiet an der Aussenseite des Kiefers herab empfängt, und dass aus den mehr lateralen Teilen des inneren Unterkiefers der Lymphstrom vorwiegend zu den tiefen Cervicaldrüsen sich begibt. Ausnahmsweise und dann auch nur zum Teil zieht dieser letztere Strom zu der äussersten Submaxillardrüse. (Betr. Submentaldrüsen vgl. unten S. 875).

In der durch die geschilderten Befunde festgelegten Tatsache, dass für die „Innen"-Abflüsse sowohl aus dem Ober- wie zum grösseren Teil auch aus dem Unterkiefer der Hauptknoten der tiefen Cervicaldrüsen als erste Etappe zu gelten hat, scheint mir die Erklärung zu liegen für die auf klinische Befunde gestützte Annahme von Partsch (45, S. 4), dass dieser tiefe Cervicalknoten manchmal auch ohne Vermittlung der Submaxillardrüsen seine Lymphe aus dem Quellgebiet direkt zu beziehen scheine. Es ist bei entsprechender Lokalisation eines Entzündungsprozesses der Kieferschleimhaut oder wenn der Aussenweg auf irgend eine Weise ganz oder zum grössten Teil verlegt ist, eine vorwiegende Benutzung der „Innen"-Bahnen seitens des abtransportierenden Lymphstroms und damit eine bedeutende Schwellung des betreffenden Cervicalknotens ohne wahrnehmbare Vergrösserung der Submaxillar-

drüsen möglich. Ich wenigstens muss zu dieser Erklärung greifen, da ich, wie schon erwähnt, nicht beobachtet habe, dass Lymphgefässe aus dem Zahnfleisch auf dem Hauptwege, also aussen, an den Submaxillardrüsen vorbei zu den tiefen Cervicaldrüsen gezogen sind.

Durch die hiermit abzuschliessenden Beobachtungen hinsichtlich des Verlaufes der Innenabflüsse aus dem Zahnfleisch werden meine nur auf die Aussen-Abflüsse basierten statistischen Angaben über die Verteilung der Zahnfleischgebiete auf die submaxillaren Drüsen (S. 869) nur insoweit zu ergänzen sein, als der Drüse I, welche auch vom inneren Rande der Unterkiefer-Frontzahngegend her häufig Zuflüsse erhält, eine etwas erhöhte Bedeutung für dieses Gebiet zuzuerkennen sein wird. Im Ganzen genommen also gelten die aus der erwähnten Aufstellung gezogenen Schlussfolgerungen bezüglich der Submaxillardrüsen ohne Einschränkung, auch wenn man die Innenabflüsse in Betracht zieht.

4. In Ergänzung des Vorstehenden muss ich noch einer Drüsengruppe gedenken, die hin und wieder, wenn auch selten, Beziehungen zum Zahnfleisch der Medianpartie des Unterkiefers zu haben scheint. Es sind dies die submentalen Lymphdrüsen bezw. insbesondere deren obere Gruppe, 1—2 kleinere Drüsen nahe der Medianlinie am Unterkieferrand zwischen den beiden vorderen Biventerbäuchen. Dorendorf (16) sowie Pólya und v. Navratil (48) haben in je einem Falle einige wenige Gefässe aus den medianen Teilen des Unterkieferzahnfleisches zu diesen Drüsen ziehen sehen, während Partsch (45) klinisch eine Schwellung derselben anscheinend häufig festgestellt hat: wenigstens spricht er (S. 7) ohne Einschränkung von den Beziehungen der vier unteren Incisivi zu den Submentaldrüsen. Mir ist es auch nur in einem Falle gelungen, durch einige vom Zahnfleisch der Incisivus-Gegend stammende Gefässchen eine Submentaldrüse direkt zu füllen.

In zwei Fällen (V, linke Seite und VIII, rechte Seite) wurde eine der tieferen Gruppe dicht über dem Zungenbein angehörende Submentaldrüse von Submaxillaris I aus sekundär gefüllt. Wir haben es hier mit einem andern, bisher von mir nicht erwähnten und weniger wichtigen Abfluss aus der Submaxillarstation zu tun. Der weitere Weg des Lymphstroms von dieser unteren Gruppe der Submentaldrüsen würde, nach Most (40, S. 21) entweder mit der V. jugul. ant. abwärts zu den tiefen Cervicaldrüsen derselben

Seite oder, in Anbetracht der medianen Lage der ersteren, zu den tiefen Cervicaldrüsen der Gegenseite erfolgen. Also eine neue Kreuzung der Lymphbahnen beider Seiten (vergl. hierzu S. 873)! Eine direkte Kreuzung, also ein Hinüberziehen von Gefässen aus dem Zahnfleisch einer Seite unmittelbar zu den Drüsen der andern Seite, ist von mir nicht beobachtet.

Es entsteht an dieser Stelle nun die Frage, ob die Submentaldrüsen bezw. deren obere Gruppe zu den regionären Drüsen des Zahnfleisch-Lymphgefässsystems zu rechnen sind:

Nach Most (40), Poirier und Cunéo (47) sowie Partsch (45, 46) müsste die Frage bejaht werden; diese Autoren sehen das Zahnfleisch der Unterkiefermitte als das Quellgebiet der unter dem Kinn gelegenen Submental-Drüsen an. Abgesehen aber von den oben erwähnten, dagegen sprechenden Resultaten von Dorendorf sowie von Pólya und v. Navratil, die schliesslich auf im allgemeinen unvollständige Injektionen (vergl. S 817) zurückgeführt werden könnten, ist es auch mir, wie ich hervorhob, bei sonst gut gelungener Injektion, allen Bemühungen zum Trotz nur einmal gelungen, Submentaldrüsen vom Zahnfleisch aus zu füllen. Dieser Umstand veranlasste mich zunächst zur Prüfung der Frage, ob die Submentaldrüsen überhaupt als konstant vorkommende Lymphdrüsen unseres Körpers zu betrachten sind. Ich präparierte zu diesem Zweck an einer besonderen Untersuchungsreihe (9 Neugeborene, 5 Erwachsene) mit grösster Sorgfalt die Regio submentalis. Das Ergebnis dieser Untersuchung, dem ich die Befunde von Dorendorf (16) und Stahr (59), soweit verwendbar, hinzufüge, war folgendes:

Bei 43 Neugeborenen fehlten die Submentaldrüsen der oberen Gruppe in 20 Fällen, die der unteren in zwei Fällen. Gänzliches Fehlen jeglicher Submentaldrüsen kam nicht vor. Bei 25 Erwachsenen fehlten die Drüsen der oberen Gruppe in elf Fällen, die der unteren in fünf Fällen; in drei von diesen Fällen waren überhaupt keine Lgll. submentales zu finden.

Hiernach müssen die Drüsen der oberen Gruppe als entschieden inkonstant in ihrem Vorkommen, die der unteren als ziemlich konstant betrachtet werden, wenn auch Zahl und Lage dieser letzteren Drüsen stark schwankt. Drüsen von derart unregelmässigem Vorkommen, wie die oberen Submentaldrüsen, dürften allgemein schon kaum als regionäre Drüsen im eigentlichen Sinne (vergl. S. 823) angesehen werden können. Bei keinem meiner tierischen Objekte (vergl. S. 819) wurden Submentaldrüsen angetroffen; ein interessantes Vergleichsergebnis!

Woher aber stammten in den Fällen, in welchen über Füllungen von Submentaldrüsen durch direkte Zuflüsse aus einem Injektionsgebiet berichtet wird, die zuführenden Gefässe? Für meinen Beweiszweck ist hier die Arbeit von Dorendorf (16) heranzuziehen. In den sehr zahlreichen Fällen, in denen dem genannten Autor eine Füllung sowohl von oberen wie unteren Submentaldrüsen gelang, waren die Vasa afferentia stets subcutane Gefässe der Unterlippe, während die submucösen, also von der Lippenschleimhaut stammenden Gefässe fast ausschliesslich zu den Submaxillardrüsen führten. Ebenso hat Stahr Füllungen

von Submentaldrüsen, einen Fall ausgenommen, stets durch Injektionen der äusseren Haut erzielt.

Hieraus, in Verbindung mit der Seltenheit einer Füllung von Submentaldrüsen vom Zahnfleisch aus, muss der Schluss gezogen werden, dass die Submentaldrüsen in der Regel nur in der äusseren Haut der Kinngegend und der Unterlippe, also den oberflächlichen Gesichtspartien, nicht aber in den tieferen Regionen, der Schleimhaut der Lippe bezw. des Alveolarfortsatzes, ihr Quellgebiet haben. Auch die Angabe Poiriers (47), dass die Submentaldrüsen von einem andern tiefer gelegenen Mundgebilde, der Zungenspitzen-Mitte, Lymphgefässe erhalten, ist durch neuere Untersuchungen (Most) nicht bestätigt worden.

Die submentalen Lymphdrüsen können hiernach, abgesehen von der Unregelmässigkeit des Vorkommens speziell der oberen Gruppe, als regionäre Drüsen für das mediane Unterkiefer-Zahnfleisch nicht betrachtet werden. Anatomisch gehört auch dieses Gebiet in der Regel zum Bereich der Submaxillardrüsen. Dies schliesst natürlich eine gelegentliche Schwellung von Kinndrüsen bei Zahn- oder Mundaffektionen keineswegs aus: doch würde eine solche wohl vorwiegend „sekundär“ auftreten, d. h. durch Mitbeteiligung bei Schwellungen der Submaxillardrüsen vermöge der bestehenden Kommunikationen.

5. Im Anschluss hieran möchte ich noch das gelegentliche Vorkommen von injizierten Schaltdrüsen, d. h. kleinen, mehr oder weniger inkonstanten Drüschen, die in die Bahn der Lymphgefässe eingeschaltet sind, erwähnen. Hier sind in erster Linie die Wangenlymphdrüsen zu nennen, die in ihrem Vorkommen eine ziemliche Konstanz zeigen und, abgesehen von einer Reihe älterer Autoren, wie Mascagni (37), Vigier (66), Princeteau (50), Testut (63) u. a. neuerdings von Buchbinder (10) und Küttner (32) eingehend beschrieben worden sind. Ich habe in einem Falle (I. rechte Seite) eine solche Drüse injiziert gefunden, welche im Verlauf eines aus der Oberkiefer-Molargegend über den M. buccinator zur Submaxillardrüse III ziehenden Gefässes in Höhe des oberen Unterkieferrandes lateral von der Vena facialis ant., unterhalb der Durchbruchstelle des Ductus parotideus durch den M. buccinator, lag und etwa Hirsekorngrösse hatte. Sie gehörte demnach der posterioren Gruppe der Buccinatordrüsen an. (Most 40, S. 18.)

Von sonstigen Schaltdrüsen fand ich einmal eine solche in der Bahn eines von der Incisivusgegend an der lingualen Fläche

des Unterkiefers herab auf dem M. mylohyoideus zu Lgl. submax. I verlaufenden Gefässes (II, linke Seite), in einem andern Falle (XIV) zwei solcher Drüsen im Verlauf eines von der Unterkiefer-Molargegend zu den tiefen Cervicaldrüsen verlaufenden Stammes.

Diese Schaltdrüsen scheinen sämtlich nur gelegentlich in den Zahnfleischbahnen vorzukommen.

Wenn ich nun noch erwähne, dass auch ich, wie Ollendorff (42, S. 6) und andere bemerken, häufig ein Hindurchgehen eines Gefässes durch eine Drüse bei nur sehr geringer Füllung derselben, schliesslich in einem Falle ein Hinwegziehen eines Gefässes über eine Submaxillardrüse, ohne sie zu füllen, unter Einmündung in eine Nachbardrüse, gefunden habe, — übrigens ein speziell auch bei Wiederkäuern häufiger von mir beobachtetes Bild — so dürfte hiermit die makroskopische Beschreibung meiner Befunde, soweit sie Lymphgefässe und Lymphdrüsen des Zahnfleisches betreffen, abgeschlossen werden können. —

Auch an dem Beispiel des Zahnfleisches sehen wir, in wie ausserordentlich reichlicher Weise im menschlichen Körper für den Lymphabfluss aus einem bestimmten Gebiet gesorgt ist. Wir haben zwei grosse Abflusssysteme, die Aussen- und die Innenbahnen, welche Krankheitsstoffe zu zwei mächtigen Drüsengruppen, den submaxillaren und tiefen Cervicaldrüsen, abführen können. Innerhalb jedes dieser beiden Abflusssysteme finden wir Anastomosen nicht nur in weiterem Verlauf der verschiedenen Gefässe einer Körperseite, sondern vermittelst der die Kieferhälften umkränzenden Geflechte an der Umschlagfalte schon in unmittelbarer Nähe des Quellgebietes selbst, sodass hierdurch eine Verteilung des Abtransports zu verarbeitender Stoffe auf sämtliche abführenden Gefässe einer Kieferseite selbst bei enger Umgrenzung einer Affektion stattfinden kann. Ja, es können sogar die Bahnen der andern Kieferseite, vermittelst der Kommunikationen in der Medianlinie bezw. der Kreuzungen am Gaumen, sowie evtl. vermittelst der Submentaldrüsen (S. 875), und dadurch die Drüsen der andern Seite zur Hilfe herangezogen werden, letzteres eine Feststellung, die besonders, wie schon von anderer Seite hervorgehoben, für den Chirurgen von Interesse sein könnte.

Als Überleitung zu der Beschreibung der Untersuchungsergebnisse hinsichtlich des Vorhandenseins von Lymphgefässen in der Zahnpulpa, welche den Inhalt des zweiten Teiles meiner Arbeit bilden soll, weise ich nunmehr kurz auf die Resultate der „tiefen“ Injektion des Oberkieferzahnfleisches hin, wie sie in der Beschreibung der Fälle XII—XIV ausführlich erörtert ist. Die bisherigen Feststellungen in dieser Hinsicht, makroskopisch bezw. mit Lupe, waren folgende:

Durch tiefen Einstich in Richtung auf die Alveolen bezw. in die Alveolen war die Füllung eines Lymphgefässnetzes in dem Dach derselben bezw. in der darüber gelegenen Spongiosa erzielt worden. Aus diesem Netz entsprangen Lymphgefässe, welche durch das Foramen infraorbitale, bezw. kleine besondere Nebenforamina in gleicher Höhe, auf die faciale Kieferfläche heraustraten, sich schon oberhalb der oberen Umschlagfalte der Vena facialis ant. anschlossen und mit den aus dem Zahnfleisch entspringenden Gefässen, häufig mit diesen anastomosierend oder zusammenfliessend, zu den submaxillaren Drüsen, und zwar zu Drüse II und III, vorwiegend zu ersterer, zogen. Es wurden bis zu vier aus dem Foramen infraorbitale bezw. dessen Umgebung heraustretende Stämmchen beobachtet.

In einem Falle (XIII) wurde durch zwei vom Foramen infraorbitale nach lateralwärts unter dem Jochbogen laufende Gefässe die Kette der tiefen Parotisdrüsen und durch diese hindurch zuerst eine Station der oberflächlichen, dann die tiefen Cervicaldrüsen gefüllt. Hiermit dürfte vielleicht die Beobachtung von Odenthal (41), die gelegentliche Schwellung von Parotisdrüsen bei Zahnaffektionen betreffend, in Zusammenhang zu bringen sein. In demselben Falle (XIII) verlief ein anderes aus dem Foramen infraorbitale kommendes Gefäss direkt zu einer am unteren Parotispol gelegenen, oberflächlichen Cervicaldrüse. Von welchen der in die Alveolen eingeschlossenen oder sie umschliessenden Gewebe diese aus dem Foramen infraortibale heraustretenden Gefässe ihren Ursprung nehmen, kann erst durch das Mikroskop festgestellt werden. Ich komme daher nunmehr zu diesem Teil meiner Untersuchungen, der sich in erster Linie die Lösung der Frage, ob es Lymphbahnen in der Pulpa gibt, oder nicht, zur Aufgabe gemacht hat.

———

II. Teil.

Lymphgefässe der Zahnpulpa.

Literatur.

Wie ich schon eingangs dieser Arbeit ausführte, finden sich bei Durchsicht der Lehrbücher und Einzelarbeiten über die Histologie der Zahnpulpa nur spärliche Erörterungen über die Frage der Existenz von Lymphgefässen. Auch erwähnte ich bereits, dass die meisten Autoren sich damit begnügen, die Frage offen zu lassen und nur auf ihre Ungelöstheit hinzuweisen, oder sie in verneinendem Sinne zu entscheiden. Derartige bezw. ähnliche Äusserungen fand ich bei Kölliker (30), Salter (55), Holländer (26), Wedl (68), Parreidt (43), v. Metnitz (39), v. Ebner (17), Zuckerkandl (70). Von Waldeyer bis Couillaud ist, wie Partsch (46, S. 288) angibt, keinem Autor der mikroskopische Nachweis von Lymphbahnen im Zahnmark gelungen. Über Versuche der vorgenannten oder anderer Autoren, die Anwesenheit von Lymphgefässen in der Pulpa experimentell oder anatomisch festzustellen, wird nichts berichtet. Erst in neuerer Zeit haben, wie ich ebenfalls bereits kurz angab, einige Untersucher dies nachgeholt.

Carreras (11) trepanierte Zähne bei Hunden, Katzen und Kaninchen und führte in die Pulpahöhle leicht resorbierbare, zum Teil stark giftige Substanzen, wie Jodkalium, Jodoform, Quecksilberchlorid, Natriumsalycilat und Strychninnitrat ein, unter sorgfältiger Vermeidung einer Berührung dieser Substanzen mit der umgebenden Schleimhaut. Die betreffenden Zähne wurden dann sorgfältig verschlossen. Von den genannten Stoffen, deren halbe Dosis, subcutan injiziert, zum Teil einen ziemlich schnellen Exitus herbeiführte, wurden ausser Jodkalium keinerlei Spuren im Harn wiedergefunden, vielmehr fand sich die eingeführte, häufig letale Dosis nach mehreren Tagen, unter Ausbleiben jeglicher Vergiftungserscheinungen, in der verschlossen gewesenen Cavität wieder.

Koerner (31) injizierte die Pulpa frisch extrahierter Menschen- und Kalbszähne nach der Gerotaschen Methode, erhielt aber stets Venenfüllungen.

Zu demselben negativen Resultat gelangte Ollendorff (42), der den Koernerschen Versuch an nicht extrahierten Zähnen der Leiche anstellte.

Zu diesen verschiedenen Versuchen habe ich bereits in der Einleitung zu dieser Arbeit Stellung genommen, soweit es mir

möglich ist, und darzulegen versucht, aus welchen Gründen ich speziell die in dieser Weise unternommenen Injektionsversuche für nicht zweckmässig und aussichtslos halten möchte.

Koerner hat aber noch einen andern Versuch angestellt, der, wenn sein Ergebnis auch von dem allerdings nur an einer Tierleiche ihn nachprüfenden Ollendorff nicht bestätigt werden konnte, doch beachtenswert scheint.

Er brachte auf die freigelegte Zahnpulpa narkotisierter Hunde fein verteilten Farbstoff, verschloss die Cavität und tötete die Hunde nach zwei- bis dreimal 24 Stunden. Er konnte dann später einzelne Farbstoffpartikelchen bis zur Wurzelspitze verfolgen, ohne dass sich eine Beziehung des Weges nachweisen liess, ferner liess sich der Farbstoff, wenn auch nur in sehr geringer Menge, in der Corticalschicht der zugehörigen Lymphdrüsen nachweisen. Koerner zieht aus diesen Befunden den Schluss, dass die Pulpa, wenn er ihr auch nach den oben geschilderten Injektionsversuchen den Besitz von Lymphgefässen absprechen zu müssen glaubt, doch resorbieren kann. Ollendorff möchte diesen Befund Koerners, das Auffinden von Farbstoffpartikelchen an der Wurzelspitze und in den regionären Lymphdrüsen, durch Verunreinigung der betreffenden Serienschnitte und vielleicht auch durch Aufsaugen von auf das Zahnfleisch gelangten Farbstoffteilchen durch die Lymphbahnen des letzteren, falls Koerner die Zähne nicht genügend isoliert habe, erklären. Ich möchte doch nicht annehmen, dass Koerner nicht die Grundbedingung für die Beweiskraft seines Ergebnisses — strenge Isolierung des Versuchszahnes von seiner Umgebung und Ausschluss von Verunreinigungen bei Behandlung der Schnitte — in minutiöser Weise erfüllt haben sollte. Dies aber vorausgesetzt, müsste die natürliche Schlussfolgerung aus dem Ergebnis der Koernerschen Versuche, soweit es sich um das Auffinden von Farbstoffteilen in den zugehörigen Lymphdrüsen handelt, die sein, dass diese Teile aus der Pulpa des völlig isolierten Zahnes nur auf dem Wege der Lymphbahnen zu den Lymphdrüsen gelangt sein können. Eine Resorptionsfähigkeit der Zahnpulpa, wenn sie keine Lymphbahnen besitzt, gibt es auch nach meiner Auffassung nicht (vergl. Ollendorff 42, S. 10.)

Diesem letzten Koernerschen Versuchsergebnis, das für die Existenz von Lymphbahnen in der Pulpa sprechen würde, schliessen sich noch die Befunde von Boedecker (8) an.

Dieser sagt in C. Heitzmanns (24) „Mikroskopischer Morphologie des Tierkörpers“, (Wien 1883): „Lymphgefässe lassen sich in der Pulpa . . . in kleiner Zahl nachweisen,“ und in seiner „Anatomie und Pathologie der Zähne“ (Wien 1899):

„In betreff der Lymphgefässe der Zahnpulpa kann ich aussagen, dass ich in manchen Präparaten verzweigte Gefässe vom Durchmesser der Venen, ohne Adventitiahülle, gesehen habe, von grossen flachen und etwas vorspringenden Endothelien zusammengesetzt. Diese Gefässe halte ich für

Lymphgefässe, da sie fein granuliertes, coaguliertes Eiweiss enthalten, spärliche granulierte Körperchen und eine beschränkte Anzahl von Blutkörperchen. Was die Verteilung der Lymphgefässe anlangt, so enthalte ich mich bestimmter Angaben."

Auch gibt Boedecker (8) eine Abbildung eines mikroskopischen Längsschnittes, in der er bestimmte Gefässe als Lymphgefässe bezeichnet. Es ist natürlich unmöglich, über diese Befunde irgend ein Urteil abzugeben ohne Prüfung der mikroskopischen Präparate. Die unsicheren Ergebnisse Boedeckers haben bisher auch keinerlei ändernden Einfluss auf die herrschende Ansicht, dass Lymphgefässe in der Pulpa wahrscheinlich nicht existieren, gehabt. Meine im folgenden zu erörternden Feststellungen sind geeignet, die von Boedecker gegebenen Deutungen zu stützen.

Wenn ich nun noch erwähne, dass Klein (29) Endothel-Membranen um die Blutgefässe der Pulpa für Wände von Lymphscheiden erklärt und auf die im Eingang der Arbeit zitierte Überzeugung einer Autorität wie Sappey (56, S. 70) von der Existenz von Lymphbahnen in der Pulpa hinweise, so dürfte damit die Literatur der Frage, soweit sie anatomische Befunde enthält, erschöpft sein.

Man hat nun bei der Ergebnislosigkeit der anatomischen Untersuchungen der Frage auf klinischem Wege beizukommen versucht, und zwar von vornherein mit besserer Aussicht auf Erfolg, obwohl ja bei dem ausgedehnten Quellgebiet der hauptsächlich in Betracht kommenden submaxillaren Drüsen auch hier die exakte Forschung sehr erschwert ist.

Über den Zusammenhang von Zahnaffektionen, darunter speziell von kariösen Zähnen mit Lymphdrüsenschwellungen, besitzen wir ausser allgemeinen Hinweisen, wie von Birch-Hirschfeld (7), v. Bergmann (5), Pullmann (51), Wohlgemuth (69) und Ponfick (49) eine ganze Reihe von zum Teil recht umfassenden Statistiken. Ich nenne hier die Veröffentlichungen von Odenthal (41), Wangemann (67), Berten (6), Hoppe (27), Starck (61), Koerner (31), Ollendorff (42), Berger (4), Ullmann (65) und vor allem Partsch (45, 46).

Die Ergebnisse dieser einzelnen Untersuchungen zeitigen wiederum, gerade wie die anatomischen, eine Divergenz der Ansichten über die Existenz von Pulpalymphbahnen, doch scheint hier noch mehr als in den anatomischen Befunden die Beweiskraft der negativen Ergebnisse ein Übergewicht zu haben. Während eine Anzahl der oben angeführten Unter-

sucher aus ihren Beobachtungen einen deutlichen Zusammenhang zwischen Karies der Zähne und Drüsenschwellungen folgern zu müssen glaubt, der, wie Odenthal und Starck auch offen erklären, nur auf dem Wege von Lymphbahnen in der Zahnpulpa zustande kommen kann, ergeben die Feststellungen von Partsch und seiner Schule ein anderes Bild.

Partsch hat bei entzündlichen Veränderungen allein der Pulpa Lymphdrüsenschwellungen nur sehr selten beobachtet, während dieselben bei allen Entzündungen des Periodontium fast ausnahmslos mit grösster Promptheit eintraten. Er zieht daraus den berechtigten Schluss, dass dieser klinische Befund im Zusammenhang mit dem bisherigen Misslingen anatomischer auf den Nachweis von Pulpalymphbahnen gerichteten Versuche auf das tatsächliche Fehlen solcher Bahnen hinweisen müsse.

Gerade den klinischen Feststellungen von Partsch muss nun aber schon aus dem Grunde ein besonderer Wert beigelegt werden, weil dieser, im Gegensatz zu den meisten übrigen, oben genannten Autoren, stets eine scharfe Differential-Diagnose zwischen entzündlichen Prozessen in den weichen Zahngeweben nur innerhalb oder auch ausserhalb der Wurzeln, also zwischen reiner Pulpitis und Periodontitis, zu stellen bedacht gewesen ist.

Alles in allem genommen, dürften die bisherigen sowohl anatomischen wie klinischen Befunde weit eher gegen als für die Existenz von Lymphbahnen in der Zahnpulpa sprechen. Unter diesem Eindruck unternahm ich es, der Frage auf einem bisher nicht begangenen, rein anatomischen Wege noch einmal näher zu treten.

Ich habe bereits im Eingang der Arbeit (S. 811) auseinandergesetzt, von welchen Überlegungen ich mich bei Fixierung meines Untersuchungsplanes leiten liess und wie insbesondere die Wedlschen (68) und v. Ebnerschen (17) Feststellungen über den Zusammenhang der Blutgefässe der Zahnpulpa einerseits mit denen des Periodontium und des Zahnfleisches andererseits im Verein mit der Erfahrung, dass die Lymphgefässe, wo solche vorhanden sind, sich besonders gern den Blutgefässen anschliessen, bestimmend auf mein Vorgehen eingewirkt haben.

Als Material zu meinen Untersuchungen, die gleichzeitig auf die Ermittelung der feineren Verteilung der Lymphbahnen im Zahnfleisch und Periodontium hinzielten, benutzte ich Ober- und Unterkiefer von Affen, Hunden und Kaninchen. Unter diesen waren sowohl ältere wie jüngere Tiere, d. h. solche mit Milch- und bleibendem Gebiss, wo-

bei ich besonderen Wert auf die jüngeren Tiere legte, da das erfahrungsgemäss bei Milchzähnen noch weite Foramen apicale mir die meisten Chancen zu bieten schien, die Injektionsflüssigkeit unter Überwindung der mancherlei Widerstände in die Pulpalymphbahnen hineinzubringen. Diese Kalkulation scheint richtig zu sein, denn ich habe bislang nur bei Milchzähnen, abgesehen von einem embryonalen menschlichen Zahnkeim, Erfolg mit der Injektion gehabt. Menschliche Leichen im Milchgebiss-Alter zu erhalten, war mir leider bisher unmöglich, da solche ja nur äusserst selten und dann nur in wenig frischem Zustande zur anatomischen Bearbeitung eingeliefert werden. Gerade möglichste Frische ist aber zum Gelingen insbesondere der notwendigen Blutgefäss-Gegeninjektion ein erstes Erfordernis.

Die hiernach sich aufdrängende Frage, ob man berechtigt ist, die bei den genannten Tieren gewonnenen Befunde auf menschliche Zähne ohne weiteres zu übertragen, dürfte zu bejahen sein, da die Blutgefässverteilung in der Pulpa von Säugetieren und Menschen nach den äusserst exakten und zahlreichen Untersuchungen von Lepkowski (35, 36) in ihren Grundzügen vom Beginn der Anlage an bis zur völligen Ausbildung der Zähne eine analoge ist und ein Gleiches wohl von den Lymphgefässen angenommen werden kann. Abgesehen hiervon verfüge ich noch über ein Zwischenglied in der Kette, einen durch injizierte Lymphgefässe ausgezeichneten Keim eines Ersatzzahnes bei einem ca. im achten bis neunten Monat befindlichen menschlichen Fetus.

Die auf Lymphgefässe der Zahnpulpa untersuchten Tiere wurden so frisch als möglich, z. T. lebenswarm injiziert, um das Gelingen der Gegeninjektion der Blutgefässe mit Karminleim (Grübler oder Leitz), wie sie z. B. in der Abbildung Fig. 3 sich zeigt, möglichst zu gewährleisten. Wenn auch für ein geübtes Auge vielerlei Merkmale, wie die ausserordentlich starken Kaliberschwankungen, die vielleicht durch die Klappen verursachten eigenartigen Halbkugelformen der kompakten Farbstoffanhäufungen an den Einschnürungsstellen der sonst durch die Injektion fein tingierten Gefässe, ferner der von der dendritischen Verästelung der Blutgefässe sehr unterschiedene Verzweigungstypus der blauinjizierten Gefässe einen ziemlich sicheren Schluss auf die lymphatische Natur derselben zulassen, so dürften der dringend gebotenen, weitestgehenden Skepsis des Untersuchers und der andern Beurteiler gegenüber diejenigen Präparate allein einen jeden Zweifel ausschliessenden Anspruch auf Beweiskraft haben, bei denen neben den oben angeführten Lymphgefässmerkmalen eine gut gelungene Blutgefäss-Injektion mit einer Kontrastfarbe stattgefunden hat. Somit dürfte ich, erst nachdem ich bei Erfüllung dieser letzten Vorbedingung zweifellose Lymphgefässbilder in der Zahnpulpa erzielt hatte, mich berechtigt fühlen, auch andere Präparate, welche zwar typische Lymphgefässbilder, jedoch keine oder nicht vollständig bis in

die feinsten Kapillaren durchgedrungene Blutgefäss-Injektion aufzuweisen hatten, in den Kreis meines Beweismaterials einzubeziehen, in Anbetracht der Schwierigkeiten, die überhaupt zunächst zu überwinden sind, ehe man — vereinzelt — ein Lymphgefäss in der Pulpa auf dem von mir benutzten Wege zu injizieren das Glück hat.

Was die Auswahl der zur Untersuchung auf Lymphgefässe der Zahnpulpa herangezogenen Präparate anlangt, so wurde bei diesen zunächst selbstverständlich eine gute Füllung der regionären Lymphdrüsen und der zuführenden Gefässe sowie vor allem das Fehlen jeglicher Injektion auch der kleinsten Venen nach Möglichkeit festgestellt. Die injizierten Köpfe wurden in 10%iges Formol oder in Alkohol zunächst eine Reihe von Tagen eingelegt, dann die Kiefer von der Muskulatur etc. befreit und in 10%iger Salzsäure entkalkt, was ca. 3—5 Wochen, je nach Dicke und Grösse der Objekte, in Anspruch nahm. Eine von mir versuchte schnellere Entkalkungsmethode mit 30%iger Salpetersäure-Phloroglucin nach Haug (23) lieferte keine guten Resultate; wenigstens litten bei mir die Gewebe sehr unter der sehr starken Säurewirkung trotz der Deckung durch Phloroglucin. Nach genügender Entkalkung, die beim Knochen verhältnismässig schnell, bei den in den Kiefern steckenden Zahnwurzeln sehr langsam vor sich ging, wurde ein oder mehrere Tage in fliessendem Wasser ausgewaschen. Dann wurden die Kiefer in Stücke zerteilt und entweder einfache Rasiermesserschnitte durch Zahn und Kiefer gemacht, meist von ziemlicher Dicke, teils wurden die Kieferteile möglichst langsam in Celloidin gebracht und in Mikrotom-Schnittserien, Schnittdicke 100—200 μ, zerlegt. Dünnere Schnitte anzufertigen ist nicht ratsam, um die Lymphgefässbilder nicht allzusehr durch Zerreissungen zu beeinträchtigen. Einzelne besondere Zurichtungen von Präparaten werde ich an Ort und Stelle erwähnen.

Ich gehe nun dazu über, an Hand der Präparate die erzielten Resultate, soweit sie sich auf die Zahnpulpa beziehen, zu beschreiben, während die in den gleichen Präparaten enthaltenen Aufschlüsse über die feinere Verteilung der Lymphgefässe im Zahnfleisch und Periodontium erst in einer weiteren Arbeit veröffentlicht werden sollen, da sie noch einer Vervollständigung hinsichtlich bestimmter Punkte bedürfen.

Präparat 1. (Fig. 3, Taf. XXVIII.)

Es handelte sich in diesem Falle um die Bearbeitung des Unterkiefers von einem mittelst Chloroform getöteten, ca. 7 Wochen alten Hunde mit gut ausgebildetem Milchgebiss, bei welchem ausser der Lymphgefässinjektion auch eine Blutgefässinjektion von der Carotis communis aus vorgenommen wurde. (Hund 13, männlich, injiziert am 1. Dezember 1905.)

Ehe ich an die mikroskopische Bearbeitung des Objektes ging, überlegte ich den Weg, den die Pulpalymphe, falls Lymph-

gefässe vorhanden waren, voraussichtlich weiterhin, ausserhalb des Zahnes, nehmen würde. Es lag die Annahme nahe, dass die Lymphe aus den Pulpagefässen, durch Rami dentales in stärkere im Canalis mandibulae verlaufende Bahnen, analog den Blutbahnen, einmünden würde. Ich richtete mein Augenmerk daher bei diesem Präparat auch in erster Linie auf die Feststellung solcher Bahnen in diesem Kanal.

Zu diesem Behuf wurde an einzelnen Kieferteilstücken der Kanal durch Abtragen der äusseren Knochenplatte freigelegt und der Inhalt desselben, das von einer straffen, bindegewebigen Hülle umgebene Gefäss-Nervenbündel, vorsichtig ausgelöst, was leicht und ohne wesentliche Zerreissungen vonstatten ging. Dann wurden diese ausgelösten Teile in Xylol aufgehellt und in Kanada-Balsam eingebettet.

Nach Aufhellung in Xylol war schon makroskopisch ein blau injiziertes Lymphgefäss neben den rot injizierten Blutgefässen sichtbar. Dieses Gefäss war nicht, wie ich bei vergleichender Betrachtung sämtlicher Kieferstücke feststellte, in der ganzen Länge des Unterkieferkanals, vom Foramen mentale bis zum Foramen mandibulare, injiziert, sondern die Injektionsfärbung des Gefässes begann erst in geraumer Entfernung von ersterer Öffnung und hörte auch ein Stück vor dem Foramen mandibulare wieder auf. Hieraus geht hervor, dass nicht etwaige Kommunikationen vom äusseren Zahnfleisch durch das Foramen mentale hindurch die Füllung vermittelt haben, sondern dass dieselbe auf kürzerem Wege, nämlich, wie die Betrachtung der verschiedenen Schnittserien ergibt, durch Gefässe, welche vom Zahnfleisch bezw. Kieferperiost aus durch die Knochenspongiosa zwischen den einzelnen Zähnen zum Kieferkanal ziehen, erfolgt ist. Die auf diese Weise in die im Kanal verlaufenden, anscheinend ein relativ sehr weites Lumen besitzenden Lymphgefässe hineingelangte Injektionsmasse hat dann, noch vermindert und in der Kraft ihrer Vorwärtsbewegung geschwächt durch die Abgaben in die vom Kanalgefäss abzweigenden Rami dentales, nur eine beschränkte Strecke weit die Kanalbahn durch Blaufärbung sichtbar machen können, sodass also schon vor dem Foramen mandibulare die Färbung aufhörte.

Angesichts der Feststellung, dass tatsächlich im Unterkieferkanal Lymphbahnen verlaufen, darf hingewiesen werden auf eine Beobachtung Dorendorfs (16), der in zwei Fällen ein Hineinziehen feiner Lymphgefässchen vom äusseren Unterkieferzahnfleisch durch das Foramen mentale in den Canalis mandibulae gesehen hat.

Dieser anatomische Befund wird in gewissem Maße gestützt durch eine interessante klinische Beobachtung von Partsch (44), die auch von Dorendorf selbst schon herangezogen wird. „Das Übergreifen des Lippenkrebses auf den Unterkiefer", schreibt Partsch, „erfolgt nicht allein durch Arrosion seiner Flächen. In zwei Fällen kroch er, dem N. mentalis und alveolaris folgend, in den Alveolarkanal hinein und wucherte hier, den Kiefer auftreibend, als Tumor im Knochen weiter."

Pólya und v. Navratil (48) sind der Ansicht, dass die von Dorendorf gesehenen Gefässe jedenfalls kleine Venen gewesen seien. Nach den von mir erhobenen Befunden dürfte diese Annahme mindestens wesentlich erschüttert sein. Wenn ich allerdings auch bei meinen zahlreichen Injektionen die Beobachtung Dorendorfs von einem Hineinziehen von Gefässen in das Foramen mentale durch keine derartige Feststellung bestätigen konnte, so habe ich doch ermittelt, dass Lymphgefässe im Kieferkanal verlaufen, und da ohne weiteres angenommen werden darf, dass diese Bahnen den ganzen Kanal, und nicht einen Teil desselben, durchziehen, so darf wohl als erwiesen betrachtet werden, dass die von Dorendorf beobachteten Gefässe auch tatsächlich Lymphgefässe gewesen sind.

Das Resultat der mikroskopischen Betrachtung oben erwähnter, aufgehellter Kanalinhaltstücke kann ich beschreiben zusammen mit den Beobachtungen, welche ich hinsichtlich der Lymphgefässe im Unterkieferkanal an den Schnittserien machte. Es kommen hier hauptsächlich zwei Serien in Betracht, je eine Längs- und eine Querschnitt-Serie durch einen Teil des Kiefers von Hund Nr. 13, enthaltend den rechten bezw. linken unteren zweiten Milchpraemolaren [1]). Wichtig ist besonders die erstere Serie, bei der die Schnittrichtung parallel den Unterkiefer-Seitenflächen liegt. Wir sehen also in diesen Schnitten den Milchpraemolaren mit seinen beiden Wurzeln und Zahnfleisch-Umgebung, zwischen den Wurzeln den Keim des bleibenden Praemolaren, unter dem Ganzen den Canalis mandibulae mit Inhalt.

Im Canal. mand. sieht man den Nervenstrang und die mit rotem Leim prall injizierte Art. alveol. inf. Die Injektionsmasse ist bis in die die Arterie umspinnenden und be-

[1]) Der Hund hat im Milchgebiss drei Milchpraemolaren (= Milchmolaren des Menschen), deren Nummern von lateral nach medial bezeichnet werden. (Ellenberger-Baum, Anatomie des Hundes, 1891, Seite 72.)

gleitenden Venen vorgedrungen, sodass man auch diese als rot injizierte Gefässe erkennen kann.

Bekanntlich löst sich die V. alveolaris inf. im Canalis mandibulae in einen dichten Plexus auf, welcher die Arterie nach allen Seiten umspinnt. Nur die stärkeren Zweige, in meinen Präparaten in der Regel ein bis zwei, verlaufen parallel der Arterie. Eine Abbildung dieses Gefässverlaufes gibt Zuckerkandl (70) in Scheffs (58) Handbuch, I. Teil, S. 108, Fig. 60.

Was nun die injizierten Lymphgefässe anlangt, so befolgen dieselben auch hier wiederum das Prinzip, sich den Haupt-Venenstämmen dicht anzuschliessen. Man sieht dem einen oder auch zum Teil beiden starken Zweigen des Venengeflechts Lymphgefässstämme dicht an- oder aufliegen, welche im allgemeinen den geringen Windungen dieser Venenstämme folgen. Sie bilden ausgesprochene Einzelstämmchen und machen die Verzweigung bezw. Geflechtbildung der kleineren Venen im allgemeinen nicht mit. Was die Weite ihres Lumens anlangt, so erscheint dieselbe vielfach ungefähr gleich der der stärksten Venen, häufig finden sich aber entsprechend den Kaliberschwankungen sowohl weiter als auch enger erscheinende Stellen.

In diese Hauptstämme im Canal. mand. sieht man in grösseren Zwischenräumen teils in Begleitung von Blutgefässen, teils auch anscheinend selbständig, wie z. B. in dem in Fig. 3 abgebildeten Schnitt, Zweige einmünden, welche entweder durch die Spongiosa hindurch die direkte Verbindung mit den Zahnfleisch- bezw. Kieferperiost-Lymphgefässnetzen darstellen oder aber von den Zähnen selbst, einschliesslich natürlich des Periodontium, herkommen.

Die Verbindungslymphbahnen zwischen Zahnfleisch und Kieferkanal sind im allgemeinen von relativ sehr weitem Lumen, es verlaufen in der Regel nur je ein oder zwei Gefässe in den Zwischenräumen zwischen je zwei benachbarten Zahnalveolen. Von diesen Gefässen zweigen aber, gerade wie bei den Blutgefässen, nur im allgemeinen seltener, Verbindungsästchen von ebenfalls relativ weitem Lumen zu den Lymphgefässen des Periodontium wie zu den abführenden Rami dentales ab.

Eigentümlich sind nun einmal das verschiedene Lageverhältnis der Lymphbahnen zu den mit ihnen verlaufenden, rot injizierten Blutbahnen, ferner die durch die verschiedenen Füllungszustände der Lymphbahnen erzielten Bilder.

Was das Lageverhältnis der Lymphgefässe zu den Blutgefässen anlangt, so drängte sich mir bei der mikroskopischen Betrachtung in

manchen Fällen die Frage auf, ob es sich um eigene Lymphgefässe, oder um Lymphscheiden, die die Blutgefässe umschliessen, handelt. Abbildungen dieser Scheiden fand ich bei Gegenbaur (19, Fig. 340) und bei Rauber-Kopsch (54, Lehrb. d. Anat., II. Aufl., 1906, Teil I, Fig. 226).

Es scheint, als ob man hierbei drei nebeneinander vorkommende Formen unterscheiden kann:

a) In vielen Fällen verlaufen die Lymphgefässe gewissermassen selbständig, ohne dass sie sich den neben ihnen ziehenden Blutgefässen in bezug auf Einzelheiten des Laufes, Richtungsveränderungen oder Verzweigungen, angliedern. Es kamen sogar, allerdings seltener, Kreuzungen der beiden Bahnen in einzelnen Schnitten vor.

b) In anderen Fällen lagen die Lymphgefässe den Blutgefässen dicht an oder auf, wobei der Querdurchmesser des Lymphgefässes hin und wieder grösser oder kleiner als der des Blutgefässes sein konnte. Dieses Lageverhältnis liess sich durch die verschiedenen Einstellungen des Mikroskopes, sowie an Quer- oder Schrägschnitten feststellen.

c) Schliesslich sah man die scharf rot abgegrenzten Wände der Blutbahnen vielfach von einem schmalen blauen Saum umgeben oder in paralleler Richtung begleitet. Möglicherweise handelt es sich hier um einen perivasculären Lymphraum oder eine Lymphscheide.

In den beiden letzten Fällen scheinen sich die Lymphbahnen jedoch in der Regel nur den Hauptstämmen der Blutgefässe und allenfalls diesem oder jenem stärkeren Zweige anzuschliessen. An den kleineren Blutgefässen sind blaue Lymphbahnen, anliegend oder als Scheiden, mit verschwindenden Ausnahmen nicht zur Beobachtung gelangt.

Der Grad der Füllung bei den injizierten Lymphgefässen ist ein verschiedener sowohl unter den einzelnen Gefässen wie auch innerhalb jedes Gefässes auf den verschiedenen Strecken seines Laufes. Neben Stellen, in denen tiefe, satte Blaufärbung vorhanden ist, die natürlich die charakteristische Form der Gefässe besonders stark hervortreten lässt, und neben andern Stellen, an denen Farbstoffmassen in Eiform, von verschiedener Grösse, zu einer längeren Kette wie eine „Perlenschnur" aneinandergereiht sind, sehe ich, und zwar überwiegend, die Wände des Lymphgefässes dargestellt durch eine feine Injektion in Gestalt eines zarten, ziemlich regelmässigen blauen Netzwerkes, dessen Stränge im allgemeinen mehr längs als quer zur Verlaufsrichtung des Gefässes gestellt sind. An den Kreuzungsstellen der Netzfäden finden sich punktförmige Verdickungen. Das ganze Gebilde ähnelt einem Schlauch, dessen Wandung aus einem Netzwerk besteht.

An bestimmten Stellen der auf diese Weise in durchsichtiger Feinheit, jedoch durchaus plastisch sich präsentierenden Gefässe liegt dann plötzlich eine dicke, undurchsichtige Farbstoffmasse, dem Lumen des Gefässes angepasst, jedoch an einer der in das Gefässinnere hineinragenden Flächen

halbkugelförmig abgerundet, gleichsam als ob an dieser Stelle eine diese Kontur veranlassende Klappe gelegen wäre. Jenseits dieser Anhäufung beginnt dann wieder das feine „Schlauchnetz“.

Die hierdurch geschaffenen Gefässbilder sind teilweise sehr schön; über ihr Zustandekommen kann ich aber trotz vielfachen Nachdenkens und Durchmusterns sämtlicher, sehr zahlreichen Stellen in den Schnitten, auch mit starker Vergrösserung (Zeiss, Ok. 4, Obj. DD), bei der Schwierigkeit der ganzen Frage nur vermutungsweise meine Ansicht äussern, und zwar möchte ich am ehesten annehmen, dass die mit einer gewissen Kraft durch das Gefäss hindurchgetriebene, relativ geringe Menge Injektionsflüssigkeit zunächst vorspringende Teile der endothelialen Gefässwand, von denen auch Boedecker (8, vergl. S. 881) spricht, mit einem tüpfelartigen Überzug versehen hat und dass sie ferner in feinen an der Wand verlaufenden Gewebssträngen retiniert worden ist. Oder sollten die feinen blaugefärbten Netzfäden Balken vorstellen, die innerhalb einer Lymphscheide sich befinden, ähnlich wie sie Gegenbaur (19) bei der Beschreibung der Lymphräume von Reptilien erwähnt und abbildet (Fig. 340) und durch deren (der Balken) stärkere Ausbildung, wie dieser Autor sagt, der Lymphraum in einzelne untereinander anastomosierende Kanäle zerlegt wird? Es hat bei starker Vergrösserung oft den Anschein, als ob die Netzbildung so zu erklären wäre, doch bin ich darüber nicht zu einer definitiven Entscheidung gelangt.

Die vorstehenden Beobachtungen durch spezielle histologische Untersuchungen genauer zu präzisieren, dürfte eine dankbare Spezialaufgabe sein.

Ich komme nunmehr zur wichtigsten meiner Feststellungen, dem tatsächlichen Vorhandensein von Lymphgefässen in der Zahnpulpa. Ich verweise hierbei auf die Fig. 3, Taf. XXVIII, in der ich eine genaue Abbildung des in Frage kommenden Teiles aus demjenigen Serienschnitt (Objektträger A 4, Schnitt 4) gegeben habe, der nicht nur den Hauptteil des in einer Reihe von sieben aufeinanderfolgenden Schnitten (Objektträger A 4, Schnitt 2—8) in einzelnen Segmenten getroffenen Lymphgefässes in der Pulpa enthält, sondern gleichzeitig auch einige Teile des Durchtrittes dieses Gefässes durch das Foramen apicale sowie den grösseren Teil des starken zu dem Canalis mandibulae abführenden Ramus dentalis. Injizierte Teile der im Canal. mand. verlaufenden Lymphbahn sind ebenfalls in diesem Schnitt getroffen, jedoch an einer andern, aus Gründen der Raumersparnis nicht mit in die Abbildung einbezogenen Stelle desselben. Das injizierte Pulpa-Lymphgefäss liegt in der medialen Wurzel des zweiten unteren Milchpraemolaren. Wir sehen im Schnitt in der Pulpa zwei relativ dicke Gefässzweige von schwankendem

Kaliber, welche aus einem einzigen Stämmchen durch Teilung entstehen. Weiter nach der Zahnkrone zu finden sich in diesem und den übrigen oben aufgeführten Serienschnitten einzelne Schnittsegmente des Gefässes, aus denen aber weitere Aufschlüsse, wie betreffs etwaiger Verzweigung, nicht hervorgehen. In der Kronenpulpa ist nichts zu entdecken. Die Weite des Lymphgefässes kommt der der stärksten in der Pulpa verlaufenden Blutgefässe ungefähr gleich, beim Durchtritt durch das Foramen apicale scheint es weniger weit, wahrscheinlich infolge der dort bestehenden Unmöglichkeit, sich bei der Injektion auszudehnen.

Lymphgefässstämme in gleicher Stärke wie der in der Zeichnung abgebildete Ramus dentalis, führen in andern Schnitten die Lymphe aus dem Periodontium zum Canal. mand. ab. Auch an der distalen Wurzel des das injizierte Pulpalymphgefäss aufweisenden Zahnes in dem Serienschnitt finden wir solche stärkeren Lymphgefässe im Periodontium nahe der Wurzelspitze.

Die Lymphe des Periodontium hat also nach zwei Seiten Abflüsse. Einmal in das eng verbundene Zahnfleischnetz, ferner in die Lymphbahnen des Canalis mandibulae. Der feinere Verlauf und die Verteilung der Lymphgefässe im Periodontium wird, wie bereits erwähnt, Gegenstand einer noch folgenden Arbeit sein.

Präparat 2.

Ein weiteres Präparat, in welchem ich ein als Lymphgefäss anzusprechendes injiziertes Gefäss in der Pulpa auffand, bildet der linke seitliche Milchschneidezahn im Oberkiefer eines ganz jungen Affen. (Makakus rhesus Nr. 8, männlich, am 8. Januar 1906, wenige Stunden nach dem Tode, injiziert. Füllung der typischen Zahnfleischlymphbahnen und der Submaxillardrüsen.) In diesem Falle hatte jedoch keine Blutgefäss-Injektion stattgefunden, was selbstverständlich dem Präparat zunächst nur im Zusammenhang mit dem vorgeschilderten eine beschränkte Beweiskraft zuzugestehen gebieten würde, wenn nicht wesentliche Momente eine Erweiterung dieser Befugnis gestatteten. Da bei dem injizierten Pulpagefäss die charakteristischen Merkmale eines Lymphgefässes und in die Augen fallende Unterschiede von dem Typus der Blutgefässe vorliegen, so glaube ich bei der Seltenheit, mit der die Injektion eines Pulpalymphgefässes gelingt, schon hieraufhin berechtigt zu sein, auch dieses Präparat zur Erläuterung meines unter 1. geschilderten einwandfreien Befundes heranzuziehen. Ferner aber bot sich mir

ein günstiges Vergleichsobjekt in dem entsprechenden Zahn der rechten Seite, in welchem zwar kein Lymphgefäss gefüllt war, dafür aber eine sehr schöne Selbstinjektion der hyperaemischen Blutgefässe infolge der Formol-Konservierung sich erhalten hatte. Da beide Zähne von gleicher Grösse und Form sind, so lässt ein Vergleich der injizierten Blutgefässe in dem einen mit den in dem andern gefüllten Pulpalymphbahnen die charakteristischen Unterschiede, was Weite, Verästelung, Kaliberschwankungen und Endausbreitung (richtiger Wurzelbildung) in der Kronenpulpa anlangt, deutlich erkennen.

Der Schneidezahn, nebenbei im ganzen Oberkiefer der einzige Zahn, der ein gefülltes Lymphgefäss aufwies, wurde mit dem Rasiermesser sagittal in eine Anzahl dicker Schnitte zerlegt, von denen drei die gesamte Pulpa im Längsschnitt enthalten. Nach Aufhellung sehen wir wiederum ein teilweise schwach gefülltes, jedoch stets gerade die Konturen deutlich zeigendes, relativ sehr weites Gefäss, welches nach der Krone zu ungefähr in der Mitte der Wurzellänge eine einmalige dichotomische Verzweigung bildet. In einem der Zweige sieht man an der Form der Farbstoffanhäufung den schon beschriebenen halbkugeligen Ausguss (vielleicht) einer Klappe.

Weiter nach der Krone zu erblickt man bei verschiedener Einstellung etwa drei Gefässzweige, welche in der Kronenpulpa sich noch weiter teilend, aber immer ziemlich weit bleibend, in eine Anzahl von fingerförmigen Fortsätzen, in mehrere Büschel geordnet, auslaufen. Der zentrale Teil der Kronenpulpa weist keine solchen Büschel auf. Dieselben scheinen mehr an den Seitenwänden, insbesondere nach dem langen vorderen und dem breiteren hinteren Horn dieser Kronenpulpa zu in die Höhe zu streben. Die Fingerfortsätze zeigen charakteristische Kaliberschwankungen, erscheinen geknittert und laufen in der Pulpenoberfläche in röhrenförmige, an den Enden teilweise umgebogene Blindsäcke (vielleicht Ranviersche (52) „culs-de-sac“) von relativ immer noch weitem Lumen aus. Oberhalb der Wurzelspitze sehen wir in den beiden Hauptschnitten dieses Zahnpräparates grössere Teile eines starken, blau injizierten Lymphgefässes von äusserst charakteristischer Form, das als das abführende Gefäss des Zahnes anzusehen sein wird.

Im Vergleich hierzu bietet der Verlauf und die Verästelung der Blutgefässe in dem entsprechenden Zahn der andern Kieferhälfte ein wesentlich hiervon abweichendes Bild. Hier finden wir zunächst eine grosse Anzahl, jedoch engerer, Gefässe, ohne Kaliberschwankungen, mit allmählicher Verjüngung nach der Kronenpulpa zu. Die zahlreichen, feinen Zweige lösen sich dicht unter der Pulpenoberfläche in ein ausgebreitetes Netzwerk auf.

Wenn somit ein Vergleich der beiden Zähne unter dem Mikroskop die Verschiedenheiten zwischen den Blut- und Lymphgefässen sowie die charakteristischen Merkmale der letzteren klar hervortreten lässt, so möchte ich doch, wie schon betont, mit einer gewissen Reserve dieses Präparat als Beweisstück herangezogen haben, und zwar einzig und allein deshalb, weil nur eine gleichzeitige Blutgefässinjektion bei einer solchen Untersuchung jedem Einspruch wirksam begegnen kann. Ich hoffe bald den vorliegenden Befund bei gelingender Blutgefäss-Injektion nachprüfen zu können und werde seinerzeit darüber berichten.

Präparat 3.

Bei der nunmehr noch vorzunehmenden Besprechung des letzten für die Frage der Existenz von Pulpa-Lymphgefässen zurzeit vorhandenen Präparates knüpfe ich an den Fall XIII (neugeborener Knabe) im ersten Teil dieser Arbeit an, bei welchem ich zum Schluss die später vorzunehmende Beschreibung einer Schnittserie von einem Oberkiefersegment der rechten Seite, enthaltend die rechte Hälfte des Alveolarfortsatzes, rechte laterale Nasenwand und Boden der Orbita, in Aussicht stellte.

Der Kieferausschnitt wurde entkalkt, in Celloidin gebracht und in eine Serie von Sagittalschnitten zerlegt. Die Schnitte fielen leider nicht gleichmässig dick aus, da trotz völliger Entkalkung der Aussenteile sich im Innern eine noch nicht genügend entkalkte Stelle befand, die eine Fortsetzung des Schneidens mit dem Mikrotom durch das ganze Objekt hindurch unmöglich machte. So mussten notgedrungen mit dem Rasiermesser dicke Schnitte gemacht werden, was natürlich nicht ohne Zerreissungen und Zerquetschungen bei dem Widerstand des noch harten Knochens abging. Abgesehen hiervon ergibt sich aber besonders bei den mit dem Mikrotom in 300 μ Dicke angefertigten ersten Schnitten ein in mancher Hinsicht interessantes Resultat. Auch hier muss ich hinsichtlich der Beweiskraft die für das unter 2. geschilderte Präparat gebotene Einschränkung machen, da eine Blutgefäss-Injektion hier nicht mehr hatte vorgenommen werden können.

In den ersten Schnitten der Serie, welche im Alveolarfortsatz durch zentralen Milch- und bleibenden Schneidezahn-Keim, und ferner durch die laterale Nasenwand mit ihren Muscheln führen, sieht man, dass, nach der Verteilung des Farbstoffes zu schliessen, der Einstich der Glaskanüle bis in das Säckchen des Milch-Incisivus I hineingegangen ist. Das ganze Zahnsäckchen ist von zirkulär verlaufenden, bröckelige Farbstoffmassen enthaltenden Gefässen erfüllt, nicht dagegen injiziert ist die durch das bei der Injektion noch nicht entkalkte Zahnscherbchen gegen den Einstich geschützt gewesene Milchzahnpapille. Auffallenderweise aber ist die bekanntlich relativ stark entwickelte Papille des bleibenden Incisivus von einem dichten Netz im allgemeinen in der Längsrichtung verlaufender, blau injizierter Gefässe erfüllt, die in überraschender Klarheit die charakteristischen, ganz bedeutenden Kaliberschwankungen der Lymphgefässe zeigen, sodass ein Zweifel an der Lymphgefässnatur dieser Gefässe kaum zu erheben sein wird. Injiziert sind die Gefässe augenscheinlich durch die Verbindungen von dem Zahnsäckchen des Milchzahnes aus, der bekanntlich mit dem bleibenden Zahnkeime um diese Zeit noch in einer gewissermassen gemeinsamen Alveole liegt. Auch die Zahnsäckchen-Anlage des bleibenden Incisivus zeigt die zirkulär verlaufenden, mit Farbstoff erfüllten Gefässe.

In der Papille des bleibenden Incisivus sieht man bei einer Einstellung des Mikroskops ca. zwölf der in vertikaler Richtung parallel verlaufenden Stämmchen, die durch Anastomosen miteinander in Verbindung stehen. Die Anastomosen gehen meist fast rechtwinklig von den Stämmchen ab, im Gegensatz zur Verzweigung der Blutgefässe, welche auch in embryonalen Zahnanlagen meist spitzwinklig erfolgt. An vielen Stellen zweigen von den verticalen Hauptstämmchen ganz kurze starke Seitenästchen ab, wohl Teile von bis zur ersten Klappe gefüllten Zweiggefässen, wie man dies makroskopisch sehr häufig bei den grösseren Lymphbahnen sieht. Bei letzteren bedeutet dies ein nicht unwesentliches Charaktermerkmal, im Gegensatz zu der bäumchenartigen Verästelung auch der Seitenzweige bei Blutgefässen. Von den Gefässen der Zahnsäckchen aus ziehen starke Stämme nach facial aufwärts.

Wichtig ist ferner die Füllung eines besonders reichhaltigen

Lymphgefässnetzes in der Schleimhaut der lateralen Nasenwand.

Allerdings hat hier, in der Nasenwand, anscheinend auch eine Vene etwas Farbstoff mit erhalten, denn es findet sich an einzelnen Stellen der Schnitte auch ein, wie es nach der mikroskopischen Beobachtung scheint, etwas oberflächlicher als das Lymphgefässnetz liegendes Venennetz injiziert. Beide sind deutlich voneinander unterschieden. Das Lymphgefässnetz besteht aus weiten, ihr Kaliber wechselnden Gefässen, die Maschen des Netzes haben abgerundete Ecken, wo hingegen das Venennetz aus vielen engeren, bäumchenartig verästelten Gefässen gebildet wird. Seine Netzmaschen weisen mehr spitzwinklige Ecken auf. Diese Unterschiede berechtigen dazu, das erstbeschriebene Netz als Lymphgefässnetz anzusprechen.

Auch aus diesem Netz ziehen starke Stämme entweder nach der Nasenöffnung zu oder im Knochen noch weiter nach lateralwärts in Richtung auf die faciale Kieferfläche unterhalb der Orbita.

In den ferneren Schnitten der Serie, welche zum Teil durch die schmale Anlage des Sinus maxillaris gehen, sehen wir den lateralen Teil des Alveolarfortsatzes mit den im Sagittalschnitt nebeneinander gelegenen Anlagen der beiden Milch- und des ersten bleibenden Molaren, über diesen an der Stelle des Sinus maxill. eine blaue Farbstoffanhäufung, in der aber bei der Dicke dieser (Rasiermesser-) Schnitte Einzelheiten des Gefässverlaufes unter dem Mikroskop nicht zu erkennen waren. Man sieht aber von hier aus Gefässe zur facialen Kieferwand ziehen, die dann wohl, wie makroskopisch festgestellt, in der Nähe des Foramen infraorbitale auf die Facialfläche treten und zu den Submaxillardrüsen verlaufen. Hiernach, sowie unter Berücksichtigung des Umstandes, dass die Schleimhaut der als eine Ausbuchtung der Nasenwand angelegten Kieferhöhle mit der Nasenschleimhaut in engem Zusammenhange steht, dürfte die Annahme gerechtfertigt sein, dass ebenso wie die Schleimhaut der lateralen Nasenwand mit dem späteren Periodontium (Zahnsäckchen) der mehr medial stehenden Zähne, die Sinusschleimhaut mit dem Periodontium der unter dem Sinus stehenden, mehr lateralen Zähne, Praemolaren und ersten bleibenden Molaren, in lymphatischer Verbindung steht. Für die Blutgefässe ist dieser Zusammenhang schon früher festgestellt worden, was auch mir geeignet scheint, die obige Annahme zu unterstützen.

Ich verweise bezüglich dieser Fragen auf die Arbeiten von Strubell (62) und Hajek (22).

Der erstere schliesst seine anatomischen Erörterungen mit folgender Erklärung (S. 261): „Diese drei Gefässsysteme, das langgestreckte der tieferen Schleimhaut bezw. periostalen Schicht der Kieferhöhle, das grobmaschige des spongiösen Knochens und das feinmaschige der Alveole und der Wurzelhaut mit ihren Endgefässen sind zwar wohl charakterisiert, stehen aber miteinander in so innigem Connex, dass man sie wiederum schwer voneinander trennen kann."

Hajek (S. 22 ff.): „Für mich ist es überdies sehr naheliegend, daran zu denken, dass Infektionskeime von den Zahn-Alveolen auch den Knochen durchwandern können, wie dies für die hintere Stirnhöhlentafel und das Dach der Keilbeinhöhle bereits erwiesen wurde. Es braucht in derartigen Fällen keinerlei sichtbare makroskopische Veränderung vorhanden zu sein und nur die mikroskopische Untersuchung könnte über den Infektionsweg Aufschluss geben."

Strubell hält nun, da, wie er sagt, „Lymphbahnen hier nicht in Frage kommen können," eine Verschleppung von Bakterien durch die verbindenden Zweige der Blutbahn für wahrscheinlich.

Nachdem durch makroskopische und mikroskopische Untersuchung festgestellt ist, dass durch Injektion der tiefen Schichten des Zahnfleisches und des Periodontium sich ein dichtes Lymphgefässnetz sowohl in der Nasenschleimhaut wie in der gesamten Spongiosa unter der facialen Kieferknochenplatte injizieren lässt, dass ferner der Sinus maxillaris im mikroskopischen Bilde von Injektionsmasse erfüllt ist, die wahrscheinlich aus zerquetschten Gefässen stammt und durch wiederum deutlich erkennbare Lymphgefässe nach facialwärts abgeführt wird, möchte ich einen Zusammenhang zwischen diesen Lymphgefäss-Plexus als unzweifelhaft bestehend erachten, sodass von den Zähnen aus Infektionskeime auf dem Lymphwege in die Antrumschleimhaut gelangen können.

Die nach aussen abführenden Gefässe aus diesen Bezirken treten, wie wir gesehen haben, durch das Foramen infraorbitale bezw. Nebenkanälchen im Knochen auf die Facialfläche hinaus und ziehen hauptsächlich zur II. und III. Submaxillardrüse, eventuell ausnahmsweise auch zu den tiefen Parotisdrüsen. Man wird also bei einem Empyem der Highmorshöhle auf eine Schwellung der genannten Drüsengruppen zu achten haben.

Hiermit möchte ich die Beschreibung meiner Untersuchungsresultate über das Vorhandensein von Pulpalymphgefässen und der bei dieser Gelegenheit gemachten sonstigen Feststellungen abschliessen.

Verallgemeinernde Schlüsse aus den vorgebrachten Einzelerfahrungen zu ziehen, dürfte in Bezug auf manche Punkte verfrüht sein. Unter Berücksichtigung dieser Einschränkung können wir in Zusammenfassung der im eben abgeschlossenen zweiten Teil meiner Arbeit gesammelten Erfahrungen folgendes aussagen:

1. Lymphgefässe sind in der Zahnpulpa vorhanden. Es scheint, (Präp. 2), als ob in der Wurzelpulpa nur wenige weite Gefässe verlaufen, welche aus einem in der Kronenpulpa gelegenen Saugröhrenbüschel durch Zusammenfluss entstehen. In der embryonalen Pulpa scheint die Zahl der Lymphgefässe entsprechend der noch nicht erfolgten Differenzierung in Kronen- und Wurzelpulpa und der relativen Grösse der Pulpa, d. h. der Papille, eine bedeutend grössere als im ausgebildeten Zahn zu sein (Präp. 3). Die Verringerung auch der Lymphgefässzahl wird durch Obliteration bei der durch die Entwicklung der harten Zahnsubstanzen bedingten Verkleinerung der weichen Pulpenmasse zustande kommen.

2. Was den Weg des Lymphstroms nach Verlassen der Pulpa anlangt, so führen im Unterkiefer starke Rami dentales denselben sowohl aus der Pulpa wie aus dem Periodontium in starke, den Blutgefässen des Unterkieferkanals angegliederte Lymphgefässe ab, welch letztere ausserdem in direkter Verbindung durch den Knochen hindurch mit dem Zahnfleisch stehen. Den weiteren Verlauf dieser Bahnen bis zu den regionären Drüsen durch Injektion festzustellen, ist infolge Weite der Gefässe und geringer Menge der hineingelangten Injektionsflüssigkeit bisher nicht gelungen. Als regionäre Drüsen für diese Bahnen aber können nach Analogie der in der Nähe ihrer Austrittsstelle, dem Foramen mandibulare, vorbeiziehenden Innenabflüsse des Unterkiefers, denen sie sich voraussichtlich anschliessen, wahrscheinlich nur der Hauptknoten der tiefen Cervicaldrüsen am Zusammenflusse der V. facial. commun. mit der V. jugul. int. bezw. eventuell die Submaxillardrüse III in Betracht kommen.

In bezug auf den ferneren Verlauf der Pulpalymphgefässe des Oberkiefers wissen wir, dass von den Zähnen bezw. deren Periodontium Lymphbahnen der Gegend des Foramen infraorbitale durch die Knochenspongiosa der facialen Kieferwand, wenigstens beim neugeborenen Menschen, zustreben, welche durch die erwähnte Öffnung oder kleine Nebenöffnungen auf das äussere Periost des Kiefers heraustreten und im Anschluss an die Vena facialis anterior, teilweise vereint mit den Aussen-Abflüssen aus dem Zahnfleisch, zu den Submaxillardrüsen II und III ziehen.

3. Zwischen den Lymphbahnen des Zahnfleisches, des Periodontium, der Zähne sowie im Oberkiefer der Schleimhaut der lateralen Nasenwand und des Sinus maxillaris besteht, hinsichtlich der letzten beiden wenigstens nach Feststellung beim menschlichen Neugeborenen, ein Zusammenhang. An einer anderen Stelle (S. 859) ist darauf hingewiesen, dass zwischen Zahnfleisch und Schleimhaut der Nasenscheidewand wahrscheinlich ebenfalls eine Kommunikation, durch den Canalis incisivus hindurch, besteht. —

Wenn die erreichten Injektionsresultate bei Pulpalymphgefässen im Verhältnis zu der auch bis jetzt schon nicht unbedeutenden Zahl der hieraufhin von mir untersuchten Zähne auch spärliche sind, so mag zum Schluss noch einmal auf die Schwierigkeiten hingewiesen werden, die sich der Erzielung einwandfreier Resultate in den Weg stellen und zu deren Überwindung es des Zusammentreffens einer ganzen Reihe von glücklichen Umständen bedarf.

Was zunächst die Lymphbahnen anlangt, so ist als Vorbedingung ein gutes Gelingen der Zahnfleischinjektion als solcher, reichliche Füllung der abführenden Gefässe und der regionären Drüsen, Vermeiden jeglicher Veneninjektion selbstverständlich. Die Injektionsmasse muss alsdann den überaus verschlungenen Weg z. B. im Unterkiefer durch die Knochenspongiosa hindurch in die im Canalis mandibulae verlaufenden Gefässe zurücklegen, deren Weite dem Strom eine weitere bedeutende Abschwächung zuteil werden lässt. Von hier aus muss er in den Rami dentales zu den Zahnwurzeln hinaufsteigen und durch das enge Foramen apicale in die Pulpa eindringen. Wenn man bedenkt, dass auf dem ganzen Wege, nach den Injektionsbildern zu schliessen, stark ver-

engte Stellen, vielleicht sogar Klappen, und zwar wahrscheinlich in der Mehrzahl entgegengerichtete, zu überwinden sind, so wird es als ein Glückszufall zu betrachten sein, falls es unter vielen Fällen einmal gelingt, ein Pulpalymphgefäss wenigstens soweit zu füllen, dass seine Konturen deutlich gezeichnet sind. Eine Füllung der weiteren Verästelungen eines solchen Gefässes, wie im Präparat 2, bis in die Kronenpulpa hinein, wird stets als ein besonders günstiger Zufall betrachtet werden müssen. Immerhin aber ist der von mir eingeschlagene Weg wenigstens geeignet, eine Existenz von Pulpalymphbahnen überhaupt nachzuweisen.

Wenn nun eine Füllung eines Pulpalymphgefässes wirklich gelungen ist, so muss, um jedem Zweifel zu begegnen, bereits gleichzeitig mit der Lymphgefässinjektion, also vor jeglicher Prüfung des Objektes, eine Blutgefäss-Gegeninjektion vor sich gegangen und gut gelungen sein. Dass hierzu unter anderem völlige Frische, richtiges Anwärmen des Objektes, falls nicht lebenswarm injiziert werden konnte, und besondere Geübtheit in der Technik, abgesehen von richtigem Verhalten der Leim-Injektionsmasse — selbst bei den besten Massen kommt anscheinend ein Transsudieren des Farbstoffes vor — gehört, darf als bekannt vorausgesetzt werden. Es ist hiernach verständlich, dass ich vorläufig mit den erreichten Resultaten zufrieden sein musste und dass man wesentlich bessere Resultate nur unter besonders glücklichen Umständen erwarten kann.

Es bleibt nun noch ein kurzer Ausblick übrig auf die aus dem Vorhandensein von Pulpalymphgefässen in klinischer Hinsicht zu ziehenden Folgerungen. Ein genaueres Eingehen auf diese Frage muss ich mir in dieser Arbeit versagen. Es handelt sich in erster Linie um die Notwendigkeit, die Tatsache des Vorhandenseins von Pulpalymphgefässen in Einklang zu bringen mit der Feststellung von Partsch (45, 46), dass Lymphdrüsenschwellungen, also eine Beteiligung des Lymphdrüsenapparates, nur dann eintreten, wenn eine entzündliche Affektion des Periodontium vorliegt, nicht aber bei Beschränkung einer solchen auf die Pulpa, also bei einfacher Pulpitis, obwohl, wie schon erwähnt, auch bei dieser eine Anzahl Autoren Lymphdrüsenschwellungen beobachtet haben will.

Wenn ich letztere Feststellung aber beiseite lasse, so sind

für die Erklärung der Partschschen Beobachtung doch vielleicht manche Gesichtspunkte heranzuziehen. Die Pulpa ist ein relativ so kleines Organ, dass eine leichte bakterielle Infektion, die völlig auf dieses Organ beschränkt bleibt, also bei einfacher Pulpitis, vielleicht gar keine oder aber wenigstens nur eine sehr geringe Schwellung der regionären Lymphdrüsen hervorrufen wird. Diese geringe Schwellung aber durch Palpation mit Bestimmtheit bei den schon im gesunden Zustand vorhandenen Grössen-Unterschieden der Drüsen und der wahrscheinlich geringen Schmerzhaftigkeit festzustellen, dürfte grosse Schwierigkeiten bieten. Hierher dürften vielleicht solche leichten Fälle zu rechnen sein, in denen nach Miller (72) „eine Entzündung der Pulpa rückgängig gemacht und Heilung herbeigeführt werden kann", dadurch, dass die Lymphbahnen funktionsfähig bleiben. (Solche Fälle sind selten.)

Gewöhnlich tritt wohl im Verlauf des Prozesses schnell eine Schwellung des Pulpa-Gewebes ein, durch welche dann, in Anbetracht der starren, die Pulpa umgebenden Zahnwände, in erster Linie die mit den schwächsten Wandungen ausgestatteten Lymphbahnen zusammengedrückt und funktionsunfähig gemacht werden. Weiterhin kommt dann zunächst, bei chronischen Prozessen, in Betracht eine Abkapselung des Zahnes gegen das umgebende Gewebe (Ollendorf), bewirkt durch die „als Reaktion auf den Verlust des Deckepithels einsetzende Granulationsbildung an der Wurzelspitze" (Partsch [71]). Erst wenn, in chronischen Fällen unter Durchbruch der eben erwähnten Schutzwand, eine Eruption des Prozesses in die Wurzelhaut und damit eine Ausdehnung der Erkrankung auf stets in vollster Funktion stehende und demgemäss mit Gefässen ausgestattete Gebiete erfolgt, wären die Bedingungen für eine deutlich wahrnehmbare Schwellungsreaktion der Lymphdrüsen im Partschschen Sinne gegeben. Es ist dies eine nur mit Vorbehalt geäusserte Ansicht, deren Nachprüfung, Ausbau und eventuelle Richtigstellung ich berufeneren Beurteilern der pathologischen Vorgänge und Erscheinungen vorerst überlassen muss.

Haupt-Resultate der Untersuchung.

Die Hauptresultate der Untersuchuug, d. h. soweit sie sich auf die eigentlichen Untersuchungsobjekte, Zahnfleisch und Zahnpulpa, beziehen, lassen sich in folgendem zusammenfassen:

A. Lymphbahnen des Zahnfleisches.

1. Das Zahnfleisch ist von äusserst feinmaschigen, zarten Netzen von Lymphgefässen, von deren genauer Struktur in einer besonderen Veröffentlichung noch die Rede sein wird, in seiner ganzen Ausdehnung durchzogen.
2. Aus diesen Netzen führen Aussen- und Innen-Abflüsse die Lymphe ab.

   a) Die nach aussen abfliessende Lymphe sowohl des Ober- wie des Unterkiefers sammelt sich zunächst in Geflechten, welche längs der oberen und unteren Umschlagfalte der Wangenschleimhaut in die Schleimhaut der Alveolarfortsätze (das Zahnfleisch) kranzartig die beiden Kieferhälften umsäumen und in der Medianlinie miteinander kommunizieren. Die Geflechte liegen in der Submucosa der Schleimhaut.

   Von den Geflechten ziehen zahlreiche Stämmchen aus allen Teilen der Alveolarfortsätze, in der Hauptsache der Vena facialis anterior angegliedert, zu den regionären Drüsen.

   Als solche sind anzusehen für die Aussenabflüsse: die Submaxillardrüsen, und zwar empfängt der Hauptknoten derselben, die an der Art. max. ext. unter dem unteren Rand der Mandibula gelegene Drüse II, die weitaus grösste Zahl sämtlicher Gefässe aus Ober- und Unterkiefer und zwar aus allen Teilen des Alveolarfortsatzes.

   Die Drüse III kommt für die Molargegend des Oberkiefers, Drüse I für die Frontzahngegend des Unterkiefers daneben in Betracht.

   In seltenen Fällen ziehen auch einige wenige Stämmchen aus der Gegend der vier unteren Incisivi, aus welcher die Lymphe meist ebenfalls zu

den Submaxillardrüsen abfliesst, zur oberen Gruppe der Submentaldrüsen, unter dem Kinn zwischen den beiden vorderen Bäuchen des M. biventer gelegen. Diese Drüsen sind jedoch inkonstant in ihrem Vorkommen. Zu den regionären Drüsen des Zahnfleisches sind sie nicht zu rechnen.

b) Die Submaxillardrüsen stehen untereinander und mit der nächsten Etappe, der an der V. jugularis interna von der Einmündungsstelle der V. facialis communis an nach abwärts sich erstreckenden Jugularis-Kette der tiefen Cervicaldrüsen (Lgll. cervicales profundae [sensu strict.] mediales) durch zahlreiche starke Gefässe in Verbindung. Kommunikationen führen auch zu den Submentaldrüsen.

2. Die Innenabflüsse

a) aus dem Oberkieferzahnfleisch ziehen sowohl durch die Schleimhaut des harten Gaumens, in der ausgebreitete Netze gebildet werden, als auch von den lateralen Enden der Alveolarfortsätze über weichen Gaumen und Pharynxwand abwärts stets direkt zu dem am Zusammenfluss der V. facial. comm. mit der V. jugularis int. gelegenen Hauptknoten der tiefen Cervicaldrüsen.

Der Abfluss erfolgt meistens zu den Drüsen derselben Körperseite, doch ist eine einseitige oder doppelseitige Kreuzung am Gaumen und ein Einmünden von Abflussbahnen in die entsprechenden Drüsen der andern Körperseite nicht selten.

b) aus dem Unterkieferzahnfleisch ziehen die Gefässe α) aus der Frontzahngegend an der lingualen Kieferfläche herab, den M. mylohyoideus durchbohrend, zur Submaxillardrüse I;

β) aus allen Gegenden längs der Übergangsfalte des Zahnfleisches in die Mundbodenschleimhaut zum Hauptknoten der tiefen Cervicaldrüsen, anscheinend ausnahmsweise auch zum Teil zu Submaxillardrüse III.

3. Regionäre Lymphdrüsen für das Zahnfleisch sind:

   Die Submaxillardrüsen sowie (vergl. 2a) der Hauptknoten (meist eine Gruppe) der tiefen Cervicaldrüsen (Jugularis-Kette).

B. Lymphgefässe der Zähne.

1. In der Zahnpulpa sowohl des ausgebildeten Zahnes wie des embryonalen Zahnkeimes ist zum ersten Mal durch Injektion das Vorhandensein von Lymphgefässen festgestellt, über deren Zahl, Verlauf und Verzweigung jedoch erst wenige Einzelbeobachtungen vorliegen. Nach diesen bilden sich aus Büscheln von Saugröhren in der Kronenpulpa ein oder wenige Lymphgefässe von sehr weitem Lumen, welche durch die Länge der Wurzelpulpa hindurchführen.
2. Als Abflusswege der Lymphe
   a) von den Zähnen des Oberkiefers sind, wenigstens für einen Teil derselben, mit hoher Wahrscheinlichkeit Lymphgefässe zu betrachten, welche aus dem Foramen infraorbitale bezw. kleineren Nebenöffnungen auf die äussere Kieferfläche heraustreten und zu den Submaxillardrüsen II und III ziehen.
   b) Im Unterkiefer fliesst die Lymphe durch Rami dentales in Lymphbahnen ab, welche im Unterkieferkanal verlaufen. Obwohl es bisher nicht gelungen ist, diese letzteren Bahnen bis zu ihrer Einmündung in eine Lymphdrüse zu füllen, dürften dieselben nach Analogie der inneren Zahnfleischabflüsse zu den tiefen Cervicaldrüsen bezw. zum Teil zu den Submaxillardrüsen ziehen.
3. Sowohl die Submaxillardrüsen wie der Hauptknoten der tiefen Cervicaldrüsen am Zusammenfluss der Vv. facialis communis und jugularis interna sind somit auch als **„dentale Lymphdrüsen“** (Waldeyer) zu bezeichnen.

Es sei mir zum Schluss gestattet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Waldeyer, für die Erlaubnis zur Ausführung der Untersuchungen in der ihm unterstellten Anstalt, für die Überlassung von tierischem und menschlichem Material, sowie ihm und dem Vorstand des Laboratoriums, Herrn Geheimrat W. Krause, für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse meinen aufrichtigen Dank zu sagen. Ich darf ferner auch nochmals meiner Dankbarkeit gegen Herrn Dr. Bartels, Volontär-Assistenten der Anatom. Anstalt, für die von ihm ausgegangene Anregung zu dieser Untersuchung und seine stets bereite Hilfe, insbesondere in allen Fragen der Injektionstechnik, der Behandlung der Präparate sowie in der kritischen Beurteilung meiner Befunde, hiermit Ausdruck geben.

Berlin, im August 1906.

Literaturverzeichnis.

1. Bartels, P.: Über den Verlauf der Lymphgefässe der Schilddrüse bei Säugetieren und beim Menschen. Anat. Hefte, I. Abtlg., Bd. XVI, 1901, Heft 51, S. 335 ff.
2. Derselbe: Bemerkungen über die Behandlung und Aufbewahrung nach Gerotas Methode hergestellter Lymphgefäss-Injektions-Präparate. Anatom. Anzeiger, Bd. XXV, 1904. S. 282 ff.
3. Derselbe: Über die Lymphgefässe des Pankreas, II. Archiv f. Anat. u. Physiologie, Anatom. Abtlg., Jahrg. 1906, S. 250—287.
4. Berger: Die Häufigkeit der Zahnkaries bei Kindern und deren Bekämpfung.
5. v. Bergmann, E.: Erkrankungen der Lymphdrüsen. Gerhards Handb. d. Kinderkrankh. II, Bd. VI, 1887.
6. Berten: Über die Häufigkeit der Karies bei Schulkindern und die Beziehungen derselben zu Lymphdrüsenschwellungen. Österr.-Ungar. Viertelj.-Schrift f. Zahnheilk. Oktober 1894.
7. Birch-Hirschfeld, F. V.: Skrophulose und Affektionen der Lymphdrüsen überhaupt. Spec. Pathol. u. Therapie, 1876, v. Ziemssen.
8. Boedecker, C. F. W.: Anatomie und Pathologie der Zähne. Wien 1899.
9. Bruhns, C.: Über die Lymphgefässe der weiblichen Genitalien nebst einigen Bemerkungen über die Topographie der Leistendrüsen. Archiv f. Anat. u. Physiol., Anatom. Abtlg., 1898.
10. Buchbinder: Über die Lage und die Erkrankungen der Wangenlymphdrüsen. Beiträge z. klin. Chir., Bd. XXV, 1899.

11. Carreras: Über die Absorptionsfähigkeit der Zahnpulpa. Österr.-Ungar. Viertelj.-Schr. f. Zahnh., Juli 1894.
12. Cruikshank: Geschichte und Beschreibung der einsaugenden Gefässe oder Saugadern des menschl. Körpers. Aus d. Engl. von Chr. Fr. Ludwig. Leipzig 1789.
13. Cruveilhier: Anatomie déscriptive, 1854, III, 21; p. 388.
14. Dalla Rosa: Über Lymphgefäss-Injektion. Anatom. Anzeiger 1900. Bd. XVIII, Suppl. p. 143.
15. Debierre: Traité élémentaire d'anatomie de l'homme, 1890.
16. Dorendorf: Über die Lymphgefässe und Lymphdrüsen der Lippe mit Bez. auf die Verbreitung des Unterlippen-Carcinoms. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Phys., 1900. Bd. XVII, Heft 5.
17. v. Ebner, V.: Histologie der Zähne mit Einfluss der Histogenese. Handbuch der Zahnheilk., herausg. v. Dr. J. Scheff, Wien 1902. Bd. I, S. 243 ff.
18. Gegenbaur, C.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 7. Aufl., 1903. Bd. II, S. 625.
19. Derselbe: Grundriss der vergl. Anatomie, Leipzig 1878.
20. Gerota, D.: Zur Technik der Lymphgefäss-Injektion, Anatom. Anz., 1896. Bd. XII, No. 8, p. 216.
21. Gussenbauer: Über die Entwicklung der sekundären Lymphdrüsen-Geschwülste. Zeitschrift f. Heilkunde, 1881, Bd. II.
22. Hajek, M.: Pathologie und Therapie der entzündl. Erkrankungen der Nebenhöhlen der Nase. 3. Aufl., Leipzig-Wien 1903.
23. Haug, R.: Die gebräuchlichsten Entkalkungsmethoden. Zeitschrift f. wissensch. Mikroskopie, 1891, Bd. VIII, Heft 1, S. 8 ff.
24. Heitzmann, C.: Mikroskop. Morphologie des Tierkörpers. Wien 1883.
25. Henle, J.: Handbuch der system. Anatomie des Menschen. (Bd. III, Gefässlehre.) Braunschweig 1868.
26. Holländer, L.: Die Anatomie der Zähne des Menschen und der Wirbeltiere nach Ch. S. Tomes „Manual of Dental Anatomy human and comparative", 1877.
27. Hoppe: Über die Beziehungen von kariösen Zähnen zu geschwollenen Lymphdrüsen. Deutsche Monatsschr. f. Zahnheilk. Oktober 1894.
28. Hyrtl, J.: Handbuch der prakt. Zergliederungskunst etc. Wien 1860.
29. Klein, E. u. Noble Smith, E.: Atlas of Histology, London 1880. Cap. XXIII.
30. Koelliker, A.: Handbuch der Gewebelehre, 1867.
31. Koerner, H.: Über die Beziehungen der Erkrankungen der Zähne zu den chronischen Schwellungen der regionären Lymphdrüsen. Berlin 1897.
32. Küttner, A.: Über die Lymphgefässe der äusseren Nase und die zugehörigen Wangenlymphdrüsen etc. Beiträge z. klin. Chir., Bd. XXV, S. 33,
33. Langer-Toldt: Lehrbuch der systemat. und topograph. Anatomie. 5. Aufl., Wien-Leipzig 1893.
34. Leaf, C.: The Surgical Anatomy of the Lymphatic Glands. Westminster 1898.

35. Lepkowski, W.: Über die Gefässverteilung in den Zähnen von Säugetieren. Anatom. Hefte, I. Abtlg., Heft 26 (Bd. VIII, Heft 3) 1897.
36. Derselbe: Die Verteilung der Gefässe in d. Zähnen des Menschen. Anatom. Hefte, I. Abtlg., Heft 54 (Bd. XVII, Heft 1) 1901.
37. Mascagni, P.: Vasorum lymphaticorum corporis humani historia et iconographia, 1785.
38. Merkel, Fr.: Handbuch der topograph. Anatomie, 1890 u. 1899.
39. v. Metnitz, J.: Lehrbuch der Zahnheilk. 3. Aufl., Berlin-Wien 1903.
40. Most, A.: Die Topographie des Lymphgefäss-Apparates des Kopfes und des Halses. Berlin 1906.
41. Odenthal, W.: Cariöse Zähne als Eingangspforte infektiösen Materials und Ursache chronischer Lymphdrüsen-Schwellungen am Halse. Inaug.-Diss., Bonn 1887.
42. Ollendorff, A.: Über den Zusammenhang der Schwellungen der regionären Lymphdrüsen zu den Erkrankungen der Zähne. Deutsche Monatsschr. f. Zahnheilk., Bd. XVI, 1898.
43. Parreidt: Compendium d. Zahnheilk., 3. Aufl., Leipzig 1900.
44. Partsch, C.: Das Carcinom und seine operative Behandlung. Habilitationsschrift. Breslau 1884.
45. Derselbe: Erkrankungen der Zähne und der Lymphdrüsen. Odontolog. Blätter 1899, Nr. 3.
46. Derselbe: Ein Beitrag zur Klinik der Zahnkrankheiten. Österr. Zeitschrift f. Stomatologie 1903. Heft 9, p. 285.
47. Poirier, P. u. B. Cunéo: Les lymphatiques. Traité d'anatomie humaine. Paris 1902, T. II, 4. Fasc.
48. Pólya und v. Navratil: Untersuchungen über die Lymphbahnen der Wangenschleimhaut. Deutsche Zeitschr. f. Chir., Bd. 66, 1903.
49. Ponfick: Über die Beziehungen der Skrophulose zur Tuberkulose. Jahrb. f. Kinderheilk., 1900.
50. Princeteau: Les ganglions lymphatiques de la joue. Journ. méd. de Bordeaux. 1899, Nr. 32/41.
51. Pullmann: Über die Beziehungen der Zähne und des Kauvermögens zum Allgemein-Befinden. Zeitschr. f. prakt. Ärzte, 1896.
52. Ranvier, M. L.: Étude morphologique des capillaires lymphatiques des Mammifères. Comptes rendus de l'Académie des sciences. Paris 1895. T. 121, p. 856 ff.
53. Rauber, A.: Quain's Anatomie, 1893, Bd. II. S. 231.
54. Rauber-Kopsch: Lehrbuch der Anatomie d. Menschen, 7. Aufl., 1906, Abtlg. 2, S. 196.
55. Salter: Dental Pathology and Surgery. London 1874.
56. Sappey: Description et iconographie des vaisseaux lymphatiques considérées chez l'homme et les vertébrés. Paris 1885.
57. Derselbe: Traité d'anatomie. Paris 1888.
58. Scheff, J. u. a.: Handbuch der Zahnheilk., Bd. I, 1902.
59. Stahr, H.: Die Zahl und Lage der submaxillaren und submentalen Lymphdrüsen vom topographischen und allgemein anatom. Standpunkte. Arch. f. Anatom. u. Physiol., Anat. Abtlg., 1898.

60. Derselbe: Über den Lymphapparat des äusseren Ohres. Anatom. Anz., Bd. XV, 1899.
61. Starck: Der Zusammenhang von einfachen, chronischen und tuberkulösen Halsdrüsenschwellungen mit kariösen Zähnen. Beiträge zur klin. Chir., 1896, Bd. XVI.
62. Strubell, A.: Über die Beziehungen der Gefässe der Kieferhöhle zu denen der Zähne. Monatsschr. f. Ohrenheilk., 1904, Bd. 38, p. 245—265.
63. Testut: Traité d'anatomie humaine, 1894.
64. Tillaux, P.: Traité d'anatomie topographique. Paris 1892.
65. Ullmann, J.: Über die Beziehungen kariöser Zähne zu Schwellungen der submaxillaren Drüsen bei Kindern. Inaug.-Diss. Breslau 1902.
66. Vigier: Des adénites de la joue. Gaz. hebdom. 1892. No. 34 et Thèse de Lyon, 1892.
67. Wangemann: Der Einfluss der Krankheiten der bleibenden Zähne auf den Gesamtorganismus. Archiv f. klin. Chir., 1893.
68. Wedl, C.: Pathologie der Zähne, 2. Aufl., bearb. von v. Metnitz-v. Wunschheim, Bd. I, Leizig 1901.
69. Wohlgemuth: Zur Pathologie und Therapie der skrophulösen Lymphdrüsen. Archiv f. Kinderheilk., 1890, Bd. XI.
70. Zuckerkandl, E.: Makroskop. Anatomie in „Scheffs Handbuch der Zahnheilkunde", Bd. I, 1902.
71. Partsch, J.: Die Zähne als Eingangspforte der Tuberkulose. Deutsche med. Wochenschr. 1904, Nr. 39.
72. Miller, W. D.: Lehrbuch d. konserv. Zahnheilkunde. Leipzig 1903, S. 344.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVIII.

Fig. 1. Linke Gesichts- und Halsseite einer männlichen Frühgeburt von ca. 38 cm Länge (Fall V). Aussen-Abflüsse der Lymphe des Zahnfleisches.

Äussere Haut, Platysma, oberflächliche Halsfascie, Wangenfettpolster, oberflächliche Gesichtsmuskulatur, ferner M. stylohyoideus sind entfernt, die in der Tiefe des Halses verlaufenden Arterien nicht eingezeichnet. Die Drüsen des Submaxillardreiecks sind durch Auspolsterung der Mundhöhle aus ihrer Lage nach aussen an den Unterkieferrand herausgedrückt. Ausser den Submaxillardrüsen ist ein Teil der tiefen Cervicaldrüsen gefüllt. Die punktiert gezeichneten Lymphbahnen geben, soweit sie nicht in der Tiefe führende Verbindungen zwischen den Drüsengruppen darstellen, den durch Muskulatur, Speicheldrüsen oder Knochen verdeckten Verlauf der Innenabflüsse an. Vergrösserung 10:9.

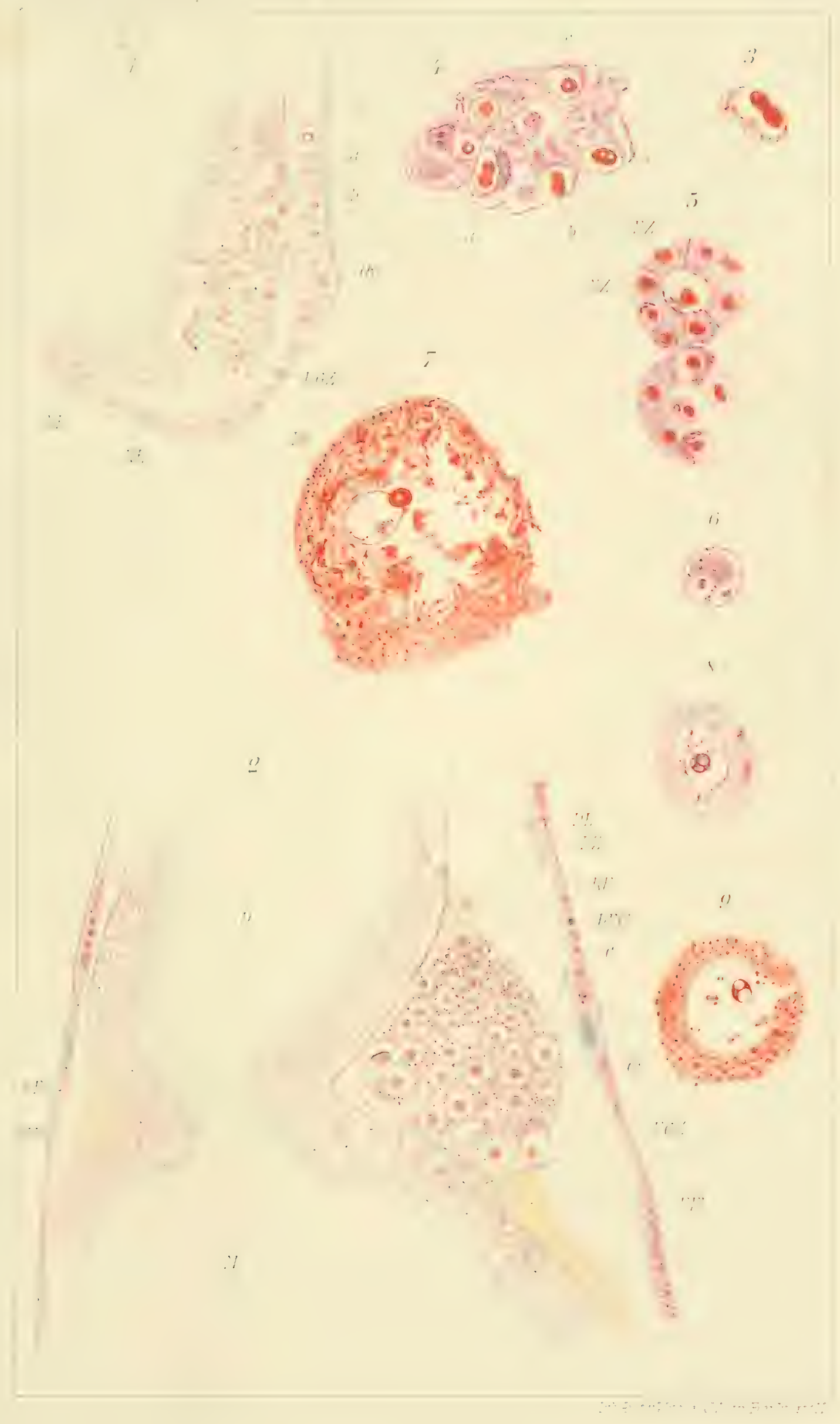
Fig. 2. Gaumendach eines ausgetragenen weiblichen Kindes (Fall XIV) nach Auslösung aus dem Kiefer. Abtragung der Schleimhaut in der Gaumenwölbung und auf dem Alveolarfortsatz der rechten Kieferseite. Aufhellung in Xylol.

Innenabflüsse aus dem Zahnfleisch durch die Lymphgefässnetze des harten Gaumens bezw. von den lateralen Enden der Alveolarfortsätze. Übergang von Gefässen der linken Seite auf die rechte Seite. Der Abfluss erfolgt zu den tiefen Cervicaldrüsen. Näheres hierüber S. 858 ff. Die Zeichnung erfolgte bei auffallendem Licht, dreifache Lupenvergrösserung. Da die mit Carminleim injizierten, grösseren Blutgefässe, die typisch verlaufenden Stämme der Aa. und Vv. palatinae wegen der Dicke des Objekts nur bei durchfallendem Lichte (Leitzsche Stativlupe) sichtbar waren, wurde auf ihre Wiedergabe aus diesem und aus zeichnerischen Gründen verzichtet.

Fig. 3. Teil eines Serienschnittes von einem sagittal geschnittenen Unterkieferstück, enthaltend den zweiten Milchpraemolaren mit Umgebung, von einem ca. sieben Wochen alten Hunde. Celloidin-Einbettung. Injektion der Blutgefässe von der A. carot. comm. aus mit Carminleim. Dicke des Schnittes 200 μ. Der abgebildete Teil des Schnittes enthält die mediale Wurzel des zweiten Milchpraemolaren, einen Teil des Keimes des bleibenden Praemolaren, umgebende Knochenspongiosa und den Canalis mandibulae Lymphgefäss in der Pulpa und abführender Ramus dentalis. Lymphgefässe im Canalis mandib. sind in diesem Teil des Schnittes nicht mitgetroffen, jedoch in einem benachbarten Teil desselben Schnittes. Zeiss, Ok. 1, Obj. A_2.

Die Figuren 1 und 3 sind von Herrn Ew. H. Rübsaamen, die Figur 2 von Fräulein M. Ranisch möglichst naturgetreu gezeichnet. Ich sage beiden Künstlern auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank.


1
FG
N
K
a
D
F
E
Pr
M
2
E
e
M
F
K
A
D
a
5
3
P
a
m
4
J
cF
Pr
E



1

2

3

4

5

6

7

1

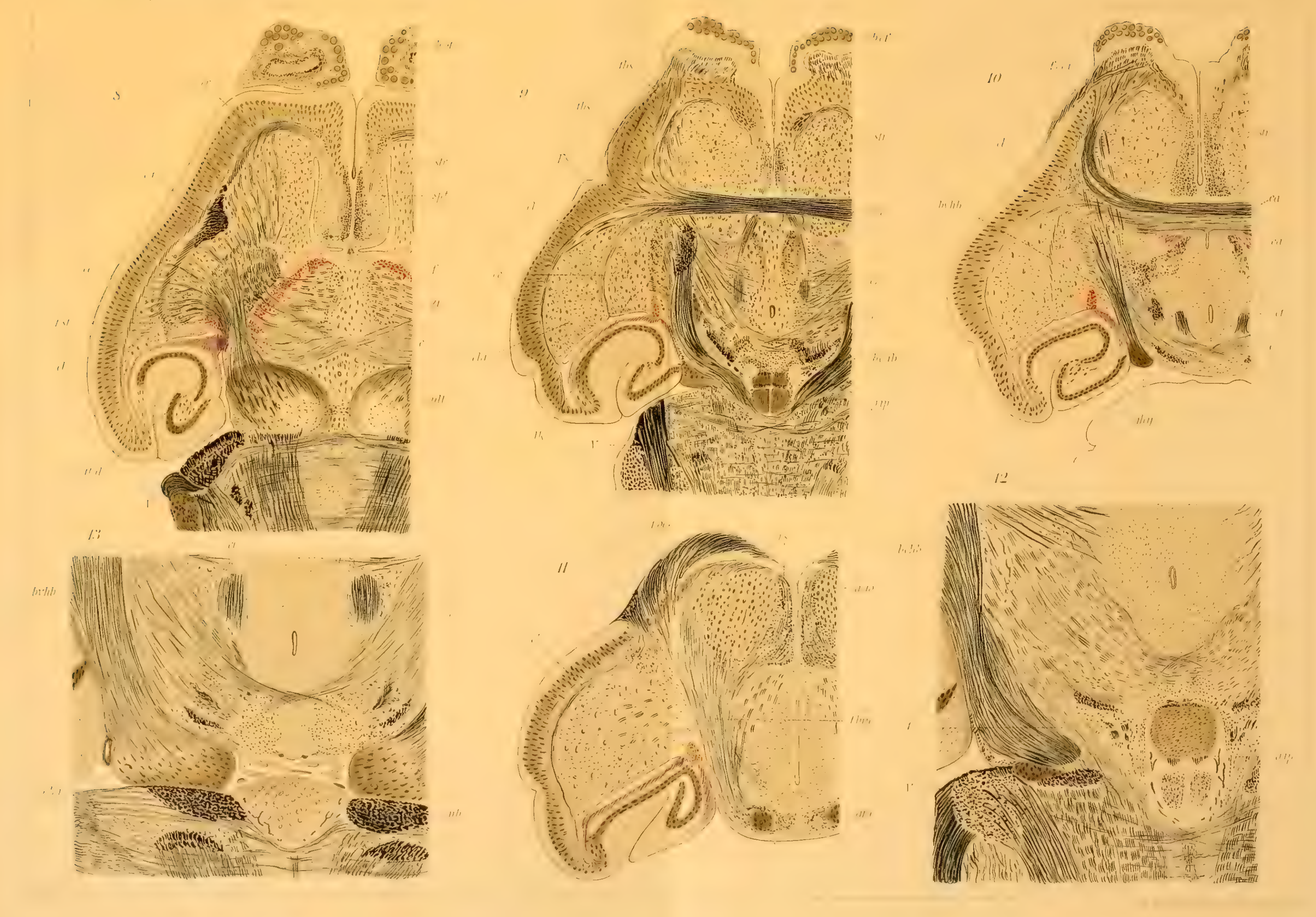
2

3b

3a


4
6
5

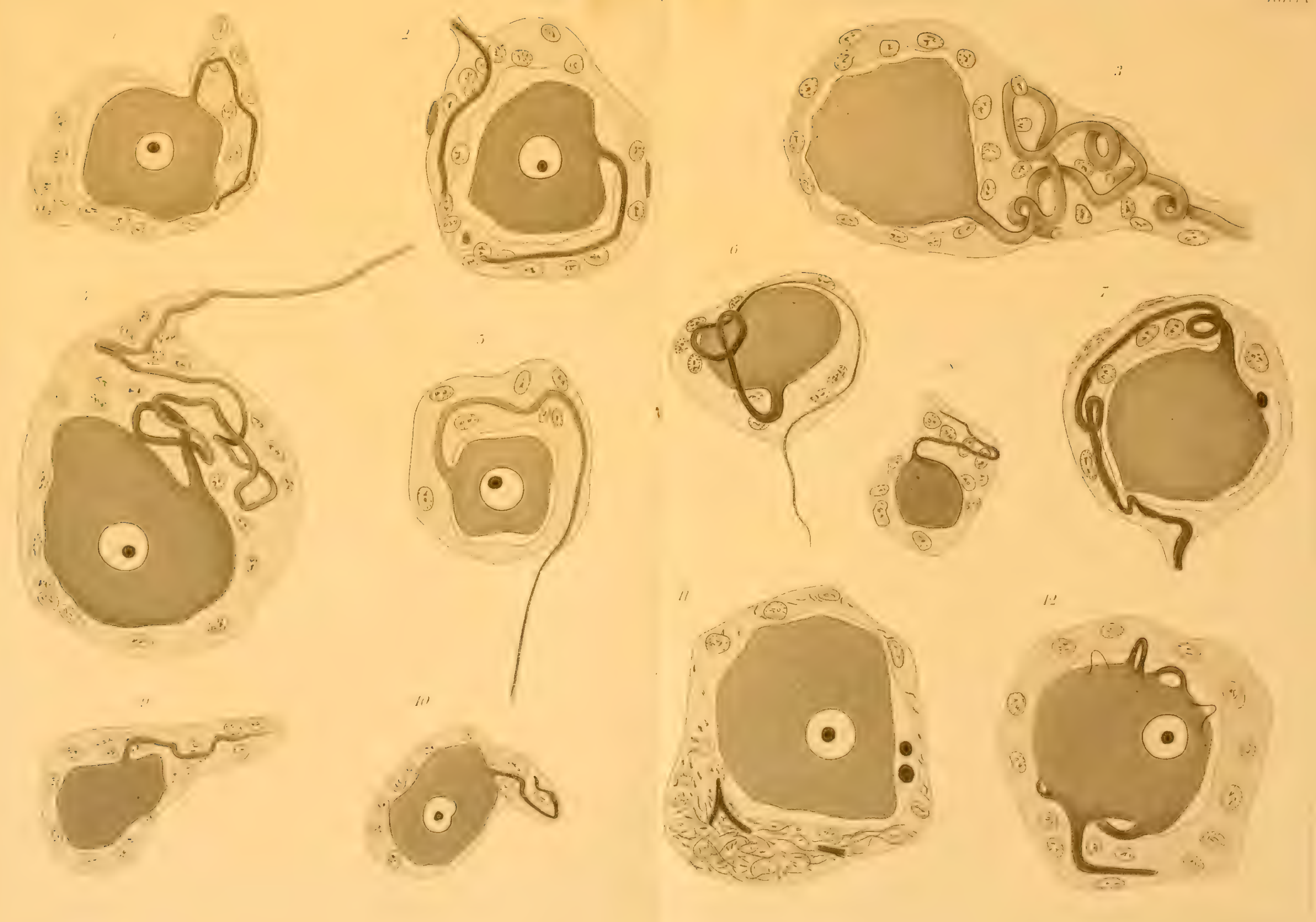


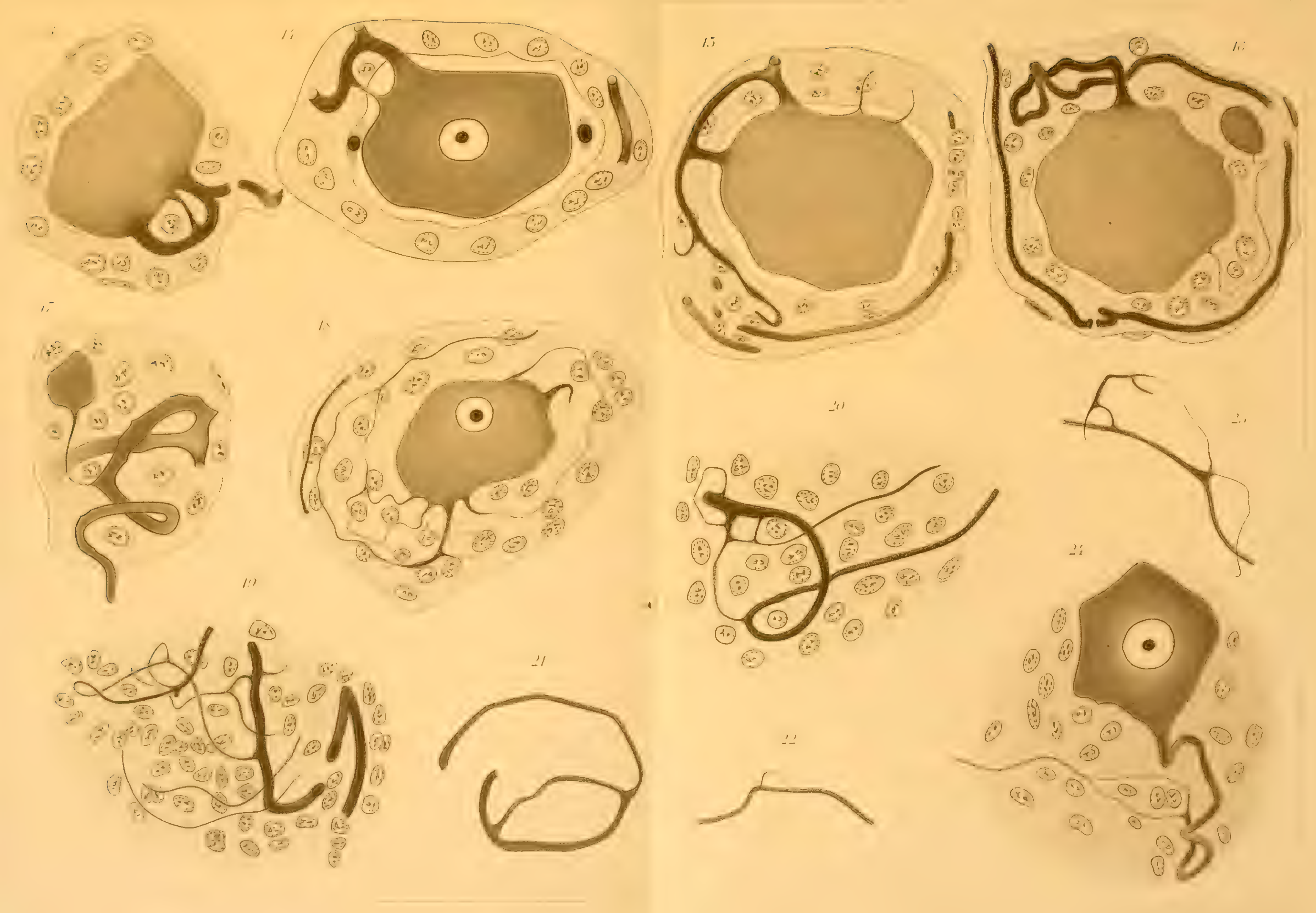


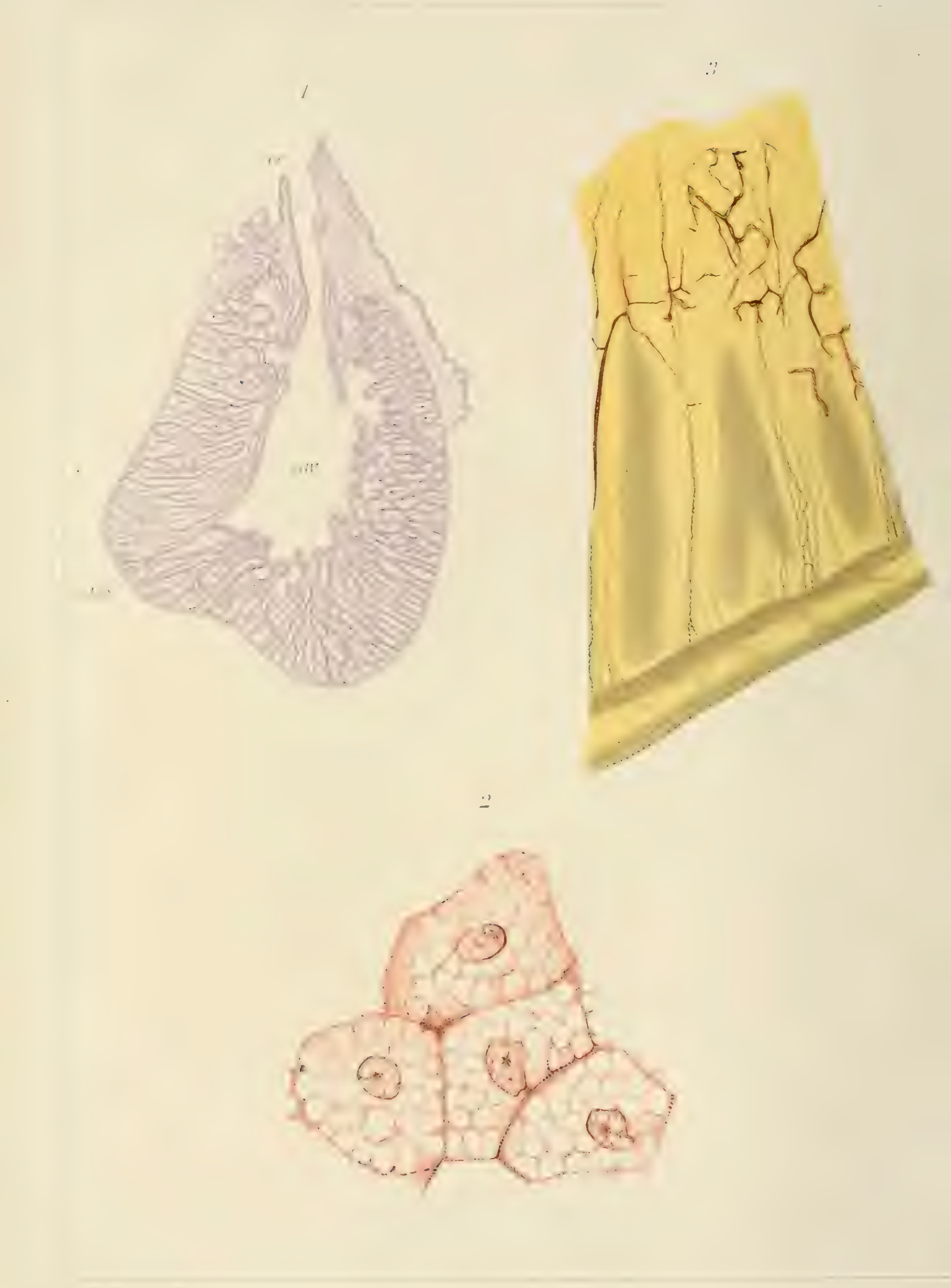


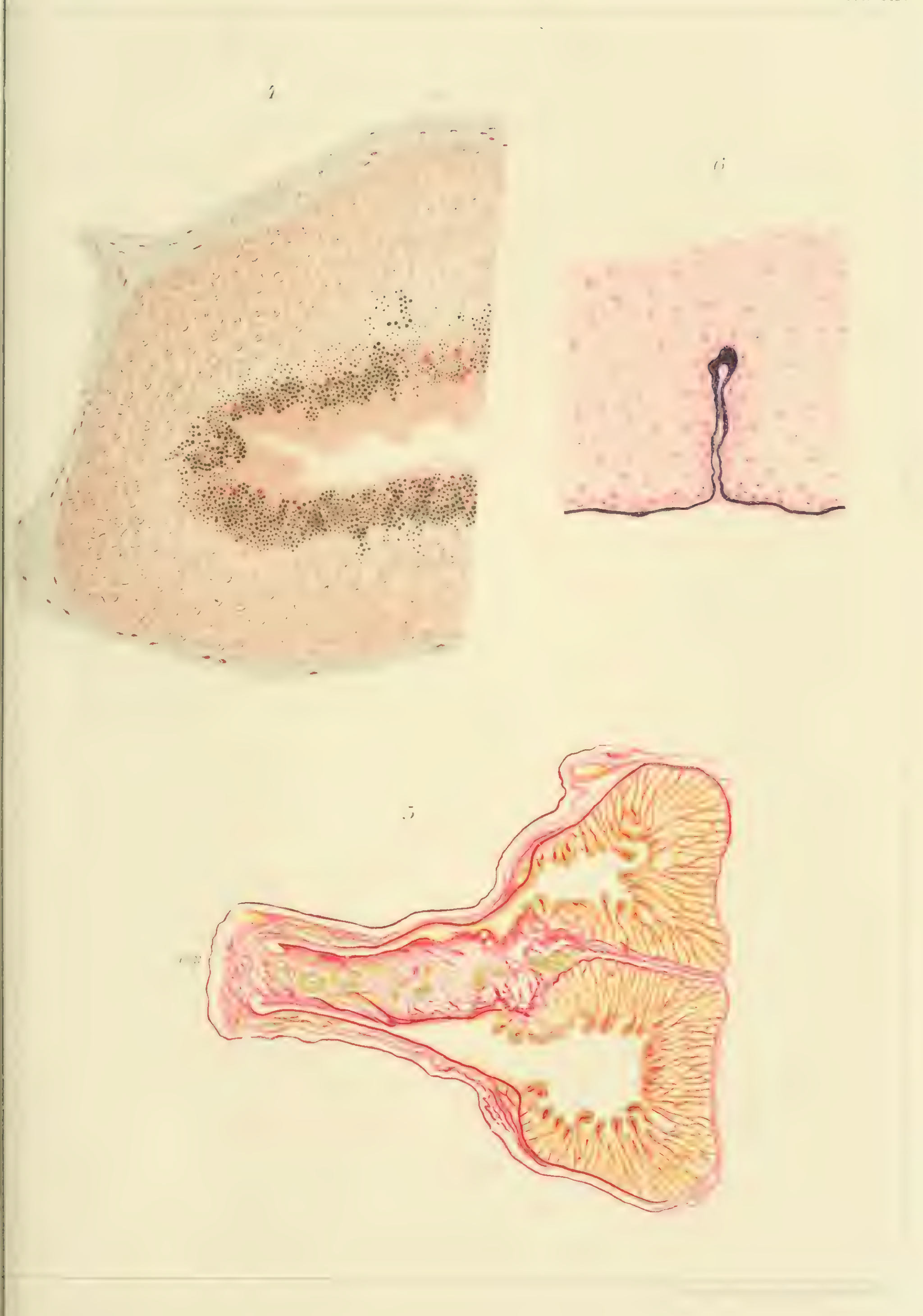
Fs

oo


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12


14
15
16
20
21
22
24


1
2
3


4
6
5


1
2
4
caps
cav
ac
5
3
6
ce
aps

1 Vs Vcp Wo Lh Vn Am

2 Vw Vs As Vcp WG Vn Vn

3 Vw As Vcp Vn WG Am Vn

4 Vw Lh Vcp EK Am WG MK Vn

5 Aax Vcp Athpr SRV WG Lh VRn EK

6

7

8

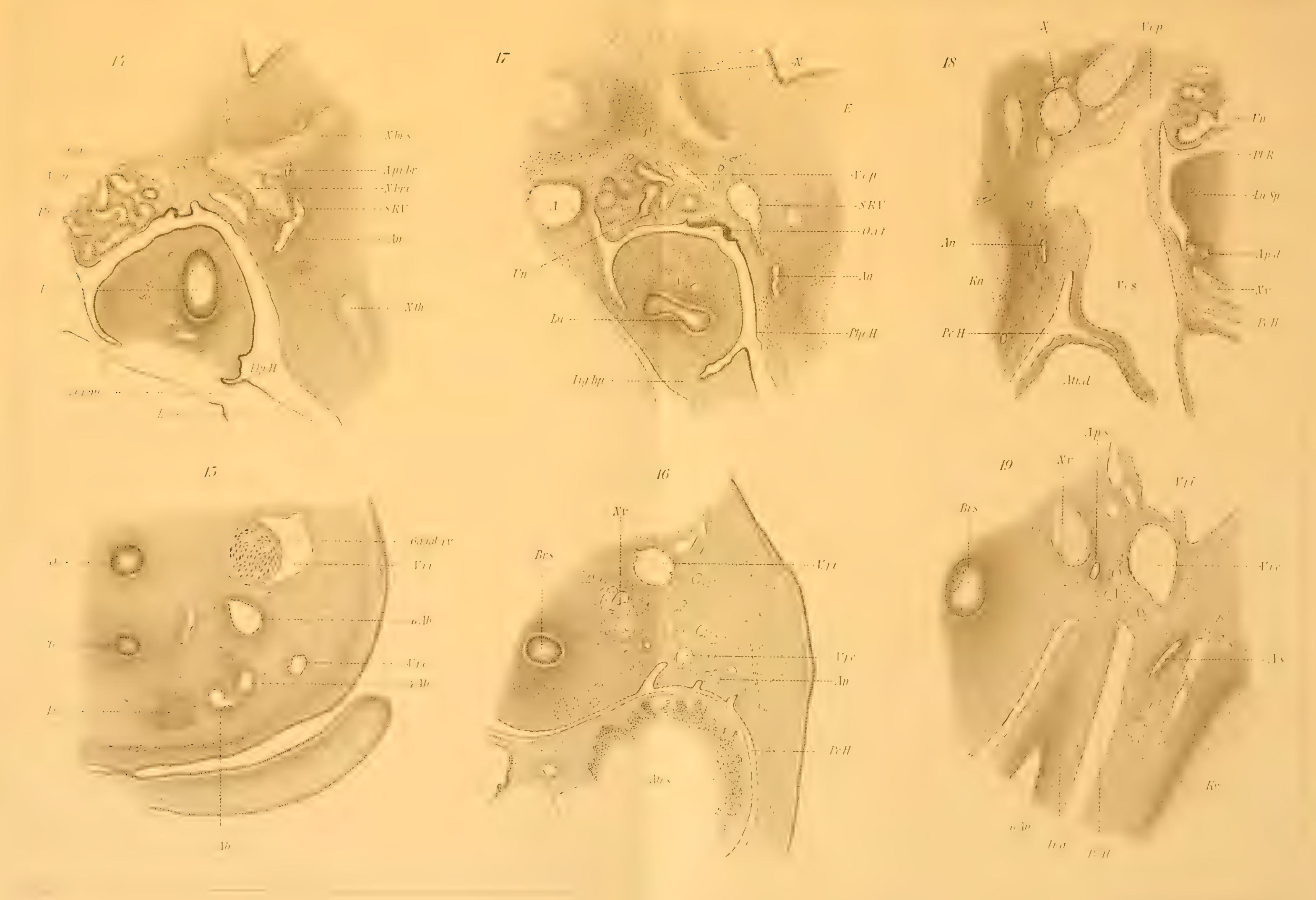
9

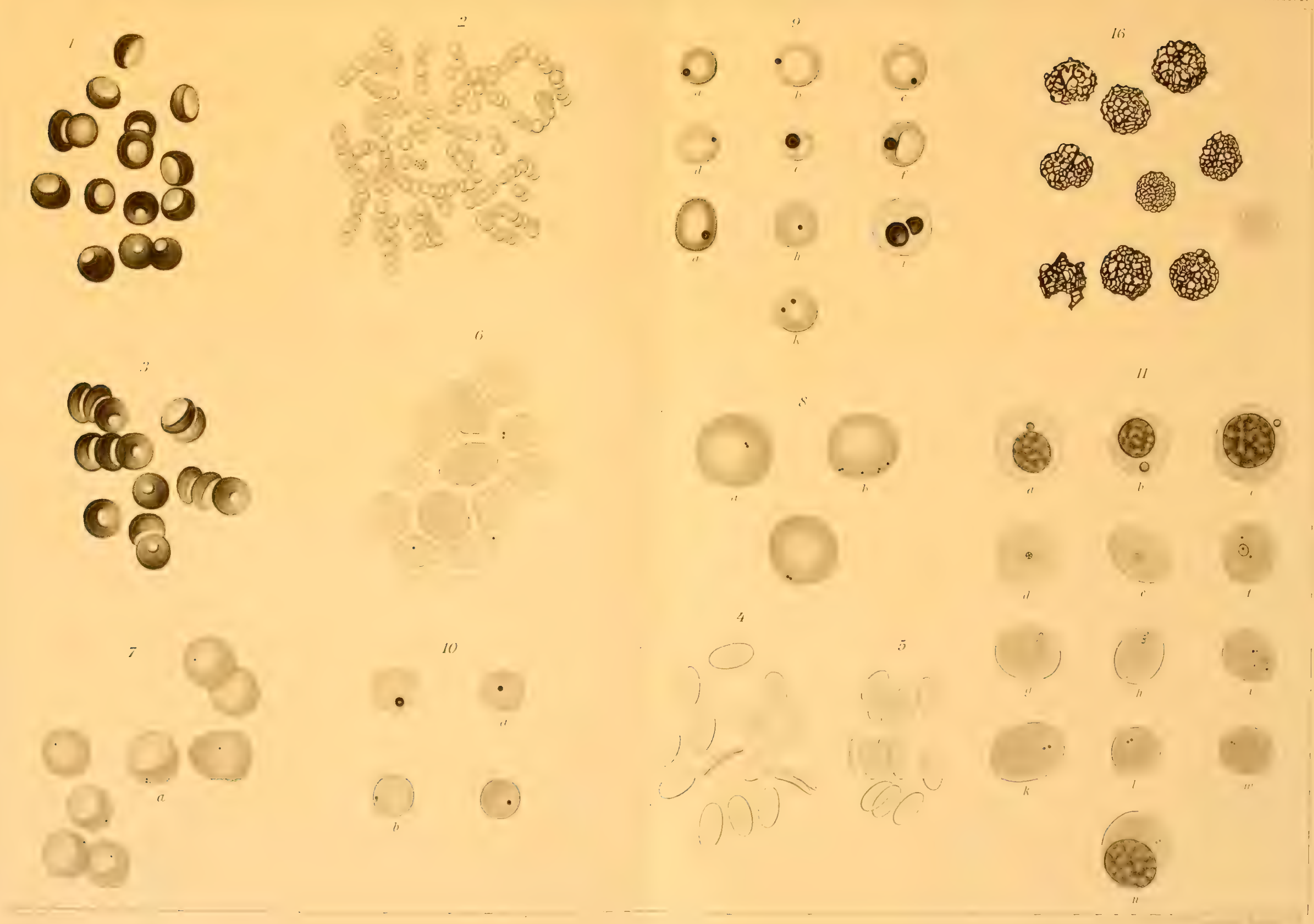
10

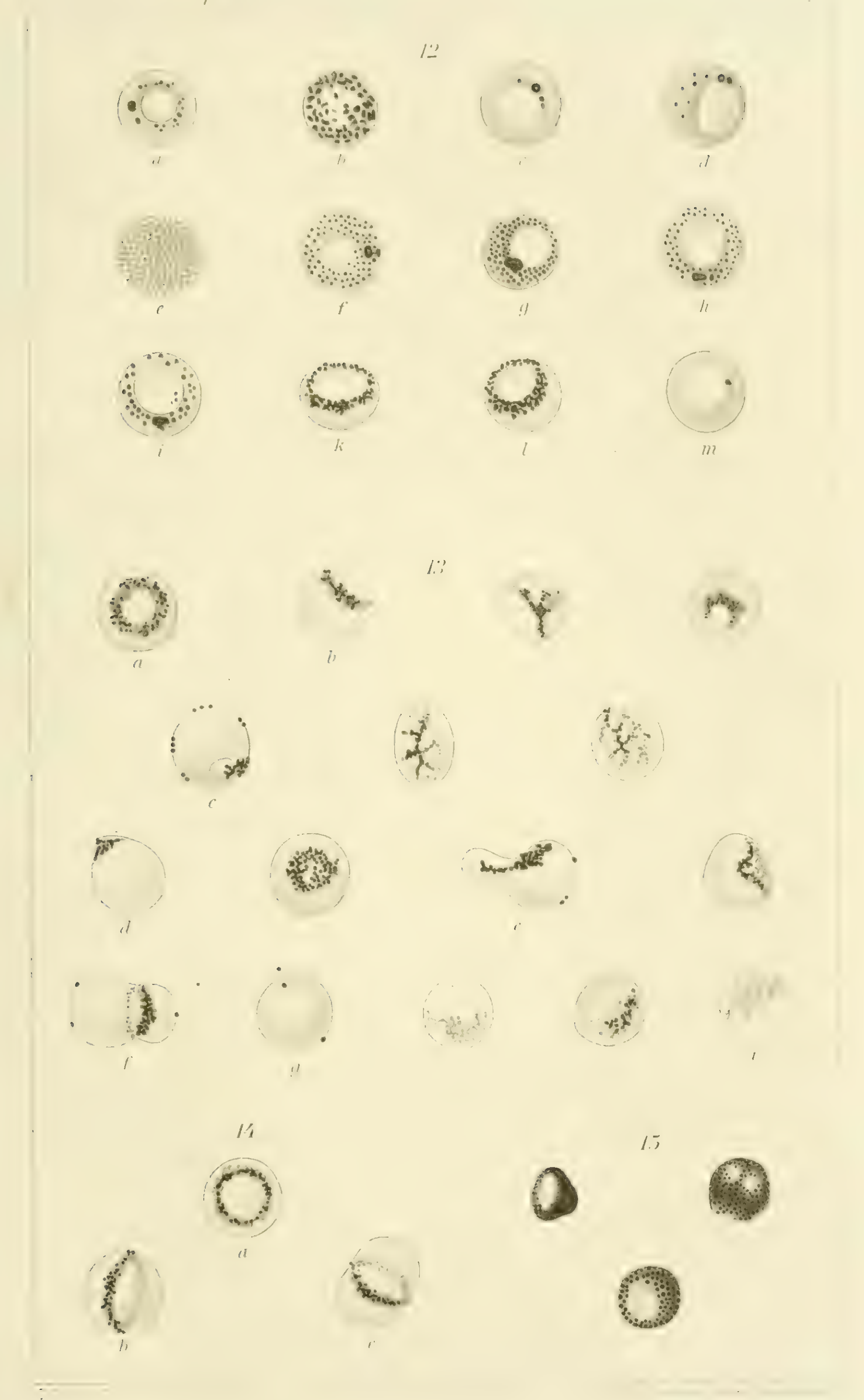
11

12

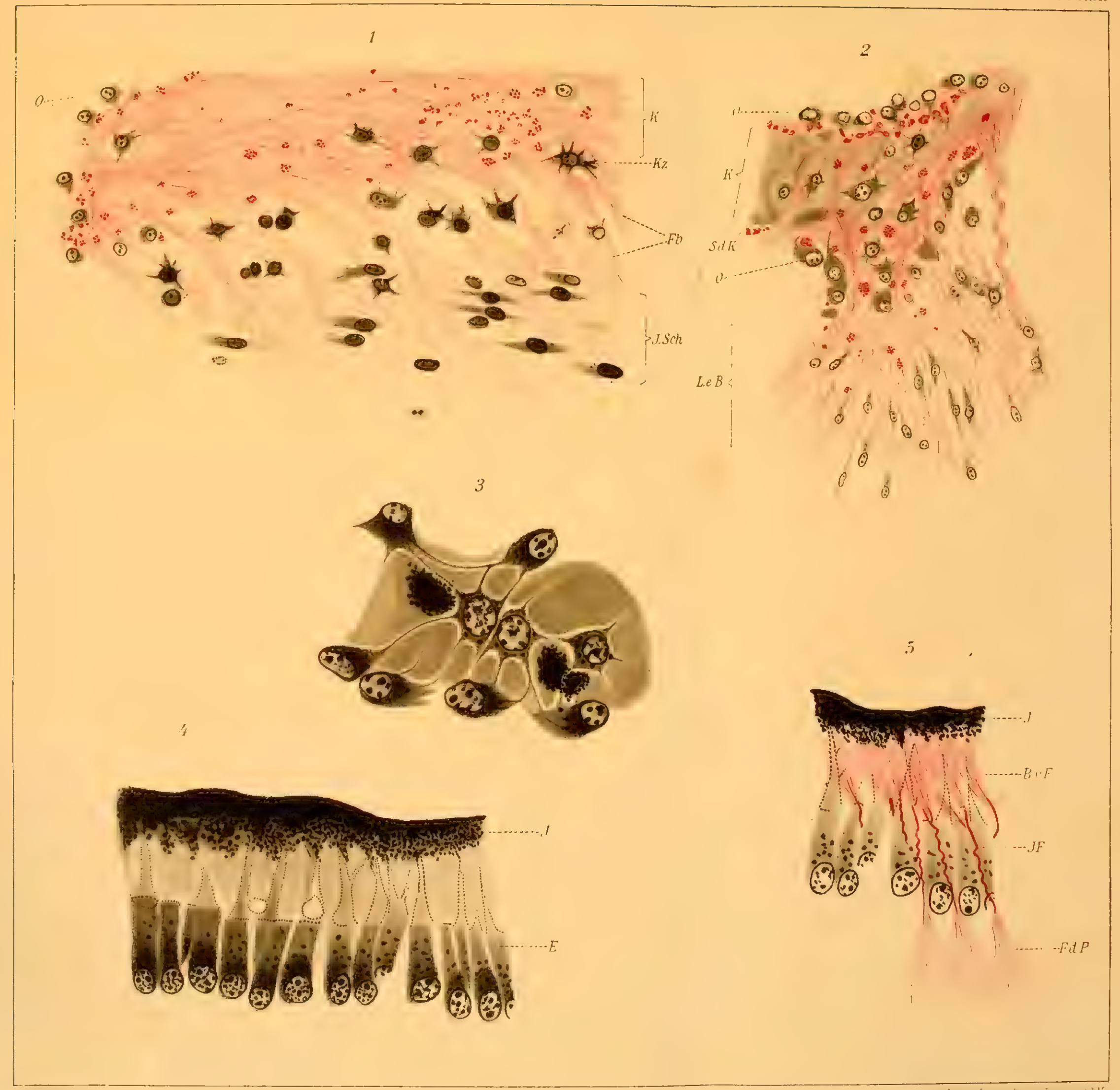
13


17
18
15
16
19
Brs
Xv
SRV
An
Un
PcH
Kn


1
2
9
16
a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
6
3
11
8
a
b
c
d
e
f
7
10
4
5
g
h
i
a
a
k
l
m
b
b
n


12
a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
l
m
13
a
b
c
d
e
f
g
i
14
a
b
c
15


I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII
IX
X
XI
XII
XIII
V.c.l
A.car.int
Epd
N.gl
Bl.O
V.c.l
Bl.Qu
Bl.Col
VII r.d
Ch.d
KB
1 K.S
R.sprm
1 K.S
abg.D
Epw
Verm
Bl.Col
2 Db
2 K.S
M.VII
Ggl.fac
Vp.l
LK
Qu
Ep.Col
VII r.d
Pk
In.Col
St.Col
Ch.ty
MK
V.pr.a
Col
VII-IX
MV
Pro
Ggl.glos
N.fac
Ggl.trig
Proc.vent
Mb
Tb


1
2
3
4
5
O
K
Kz
Fb
J.Sch
Sd K
Le B
J
B v F
JF
E
Fd P

1 2 4 6 16 17

3 5 18 19

7 20 21

10

22 23

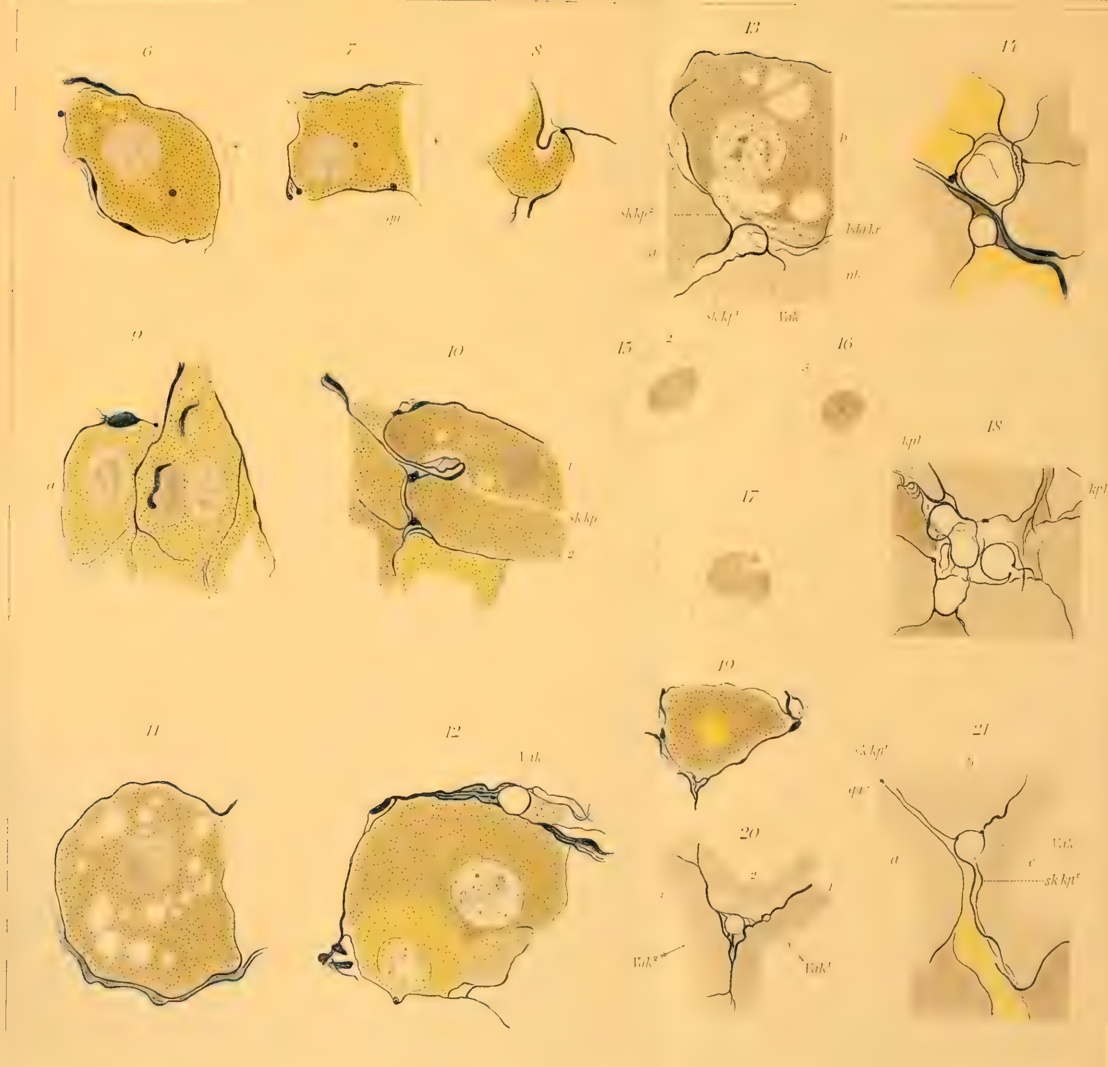
12 11

13 14 15

9

24 25

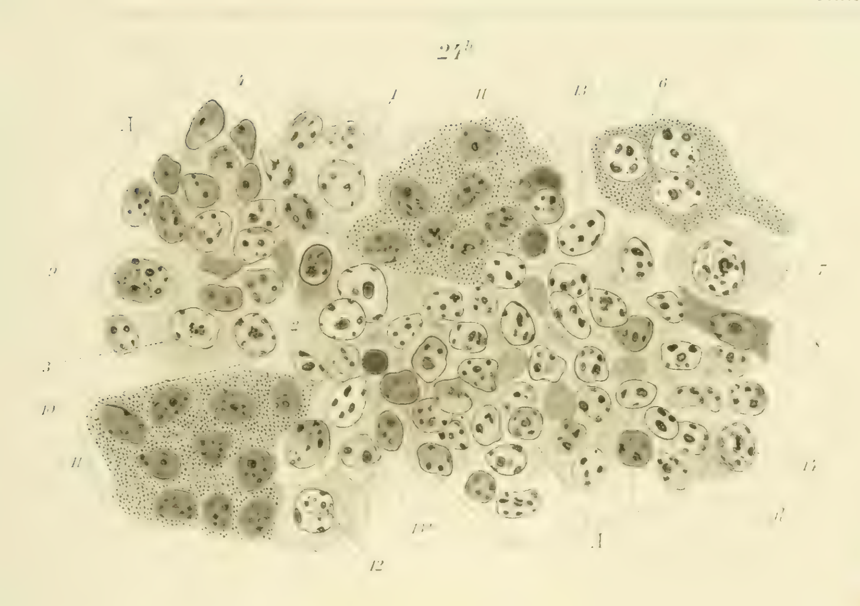

1
bdg.kr
sk.kp
bdg.kr
Vak¹
2
bdg.kr
Vak⁵
4 bdg.kr
bdg.kr
Vak¹
3


6
7
8
13
14
qu
sk kp²
a
b
Vak
nk
sk kp¹
Vak
9
10
15
16
a
1
sk kp
2
17
18
kp1
kp1
19
11
12
Vak
21
sk kp¹
qu
a
Vak
c
sk kp²
20
2
1
Vak²
Vak¹

22

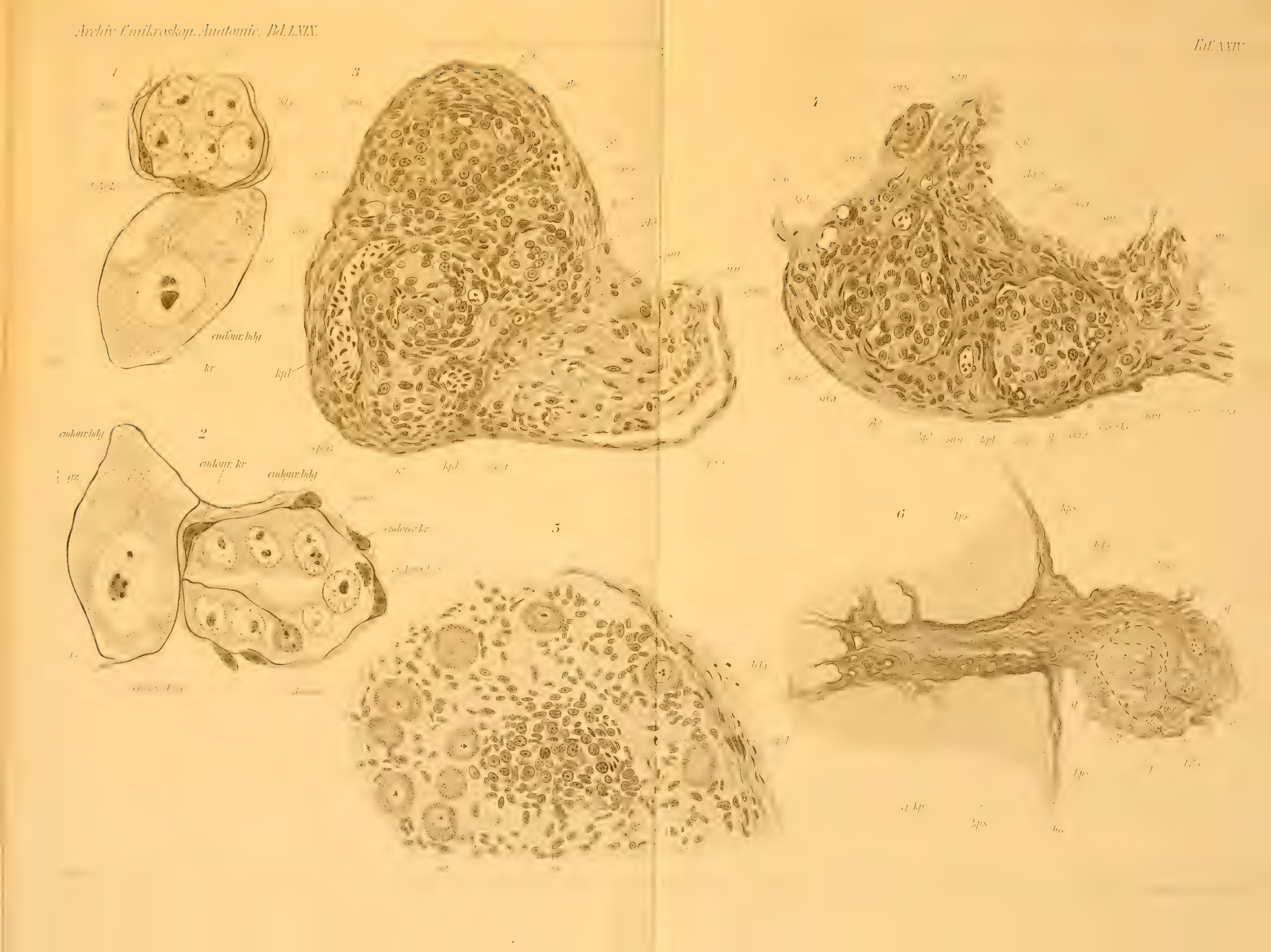


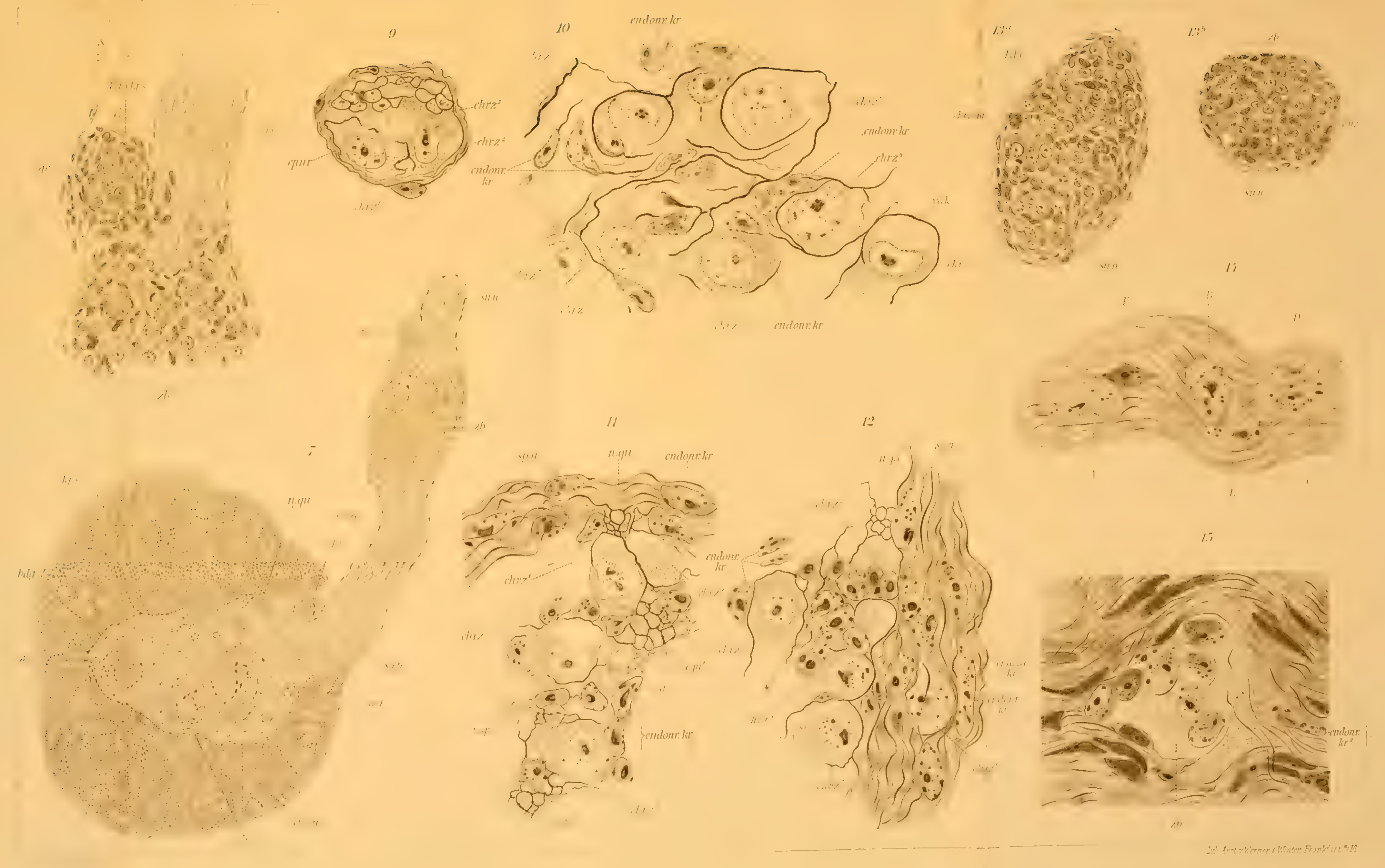
24^{b}



24^{a}




1
2
3
4
5
6
endonr. bdg
kr
kpl
endonr. bdg
gz
endonr. kr
endonr. bdg
endonr. kr
kpl
bdg
kps
kpl



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

I F II E.E III E.B IV

V VI VII VIII

IX F.E X XI XII XIII



I

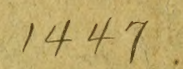


21



22




1447

